PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

44. BAND, 6. (SCHLUSS-)HEFT
MIT 47 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 10. DEZEMBER 1954)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1954

Planta (Berl.)

Preis DM 27.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler*. Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Otto Renner*, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67*.

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1

44. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 6. (Schluß-)Heft

Seite

Roth, Ingrid, und Gertrud Fast, Über die Entstehung dorsaler Blattschläuche bei *Anthurium scherzerianum* Schott. Mit 12 Textabbildungen . 543

Brabec, Franz, Untersuchungen über die Natur der Winklerschen Burdonen auf Grund neuen experimentellen Materials. Mit 18 Textabbildungen . 562

Larcher, Walter, Die Kälteresistenz mediterraner Immergrüner und ihre Beeinflußbarkeit. Mit 7 Textabbildungen 607

Winter, Helga, Der Einfluß von Wirkstoffen, von Röntgen- und Elektronenstrahlen auf die Cambiumtätigkeit von *Beta vulgaris*. Mit 10 Textabbildungen 636

Autorenverzeichnis 669

Planta, Bd. 44, S. 543—561 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ÜBER DIE ENTSTEHUNG DORSALER BLATTSCHLÄUCHE BEI *ANTHURIUM SCHERZERIANUM* SCHOTT.

Von

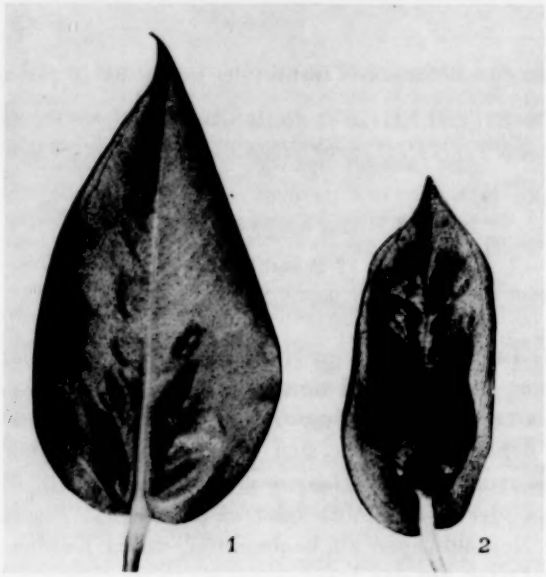
INGRID ROTH und GERTRUD FAST.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. Juni 1954.)

Unter 100 Jungpflanzen von *Anthurium scherzerianum*, die von der Gartenbaufirma Trautmann/Tamm am 1. 5. 53 an die Forschungsanstalt für Gartenbau in Weihenstephan geliefert worden waren, entdeckte FAST 6 Exemplare, die sich durch außergewöhnliche spreitenartige Bildungen auf der Blattunterseite auszeichneten. Entweder auf der Mittelrippe der Blattlamina oder etwas seitlich verschoben waren blattähnliche Neubildungen zu beobachten, deren Ränder teilweise im unteren Drittel nach Art der Ascidien miteinander verwachsen waren und dann tüten- oder schlauchartige Formen annahmen. Die beschriebenen Pflanzen wurden ebenso wie die normalen Exemplare in Tontöpfen weiterkultiviert, wobei als Pflanzsubstrat ein oberbayrischer Hochmoortorf Verwendung fand; gedüngt wurde praxisüblich mit einer 0,1 %igen Volldüngerlösung. Bis zum Jahresende hatten sich sämtliche Pflanzen, einschließlich der abnormen, kräftig entwickelt und reichlich Blüten angesetzt. Spreitenwucherungen an neugebildeten Blättern traten weiterhin nur bei den obenerwähnten 6 Exemplaren auf, nicht dagegen bei den normalen Pflanzen. Merkwürdigerweise konnten die Wucherungen auch bei den abnormen Pflanzen nicht immer, sondern etwa nur an der Hälfte aller Blätter beobachtet werden. Die Spathen der Blütenstände, an denen bei anderen Gattungen häufig Bildungsabweichungen in Erscheinung treten, blieben jedoch auch bei den 6 abnormalen Exemplaren frei von Excrescenzen.

Auf der Unterseite der Blätter dieser sonderbaren Pflanzen findet man — der Spreitenbasis genähert — die verschiedensten Formen von Spreitenwucherungen. Abb. 1 gibt einen gedrängten Überblick über die möglichen Erscheinungsformen. Einmal ist eine ganz bestimmte Zahl solcher Adventivblättchen auf der Blattunterseite zu beobachten; in der Mehrzahl der Fälle findet man zwei dicht nebeneinanderstehende Blättchen (Fig. 2 und 4), die ungefähr gleiche Länge erreichen; andererseits ist aber auch die Bildung nur eines einzigen Blättchens nicht selten anzutreffen (Fig. 3). Mehr als 2 Schläuche konnten in keinem einzigen Falle beobachtet werden. Außer der begrenzten Anzahl fällt vor allem



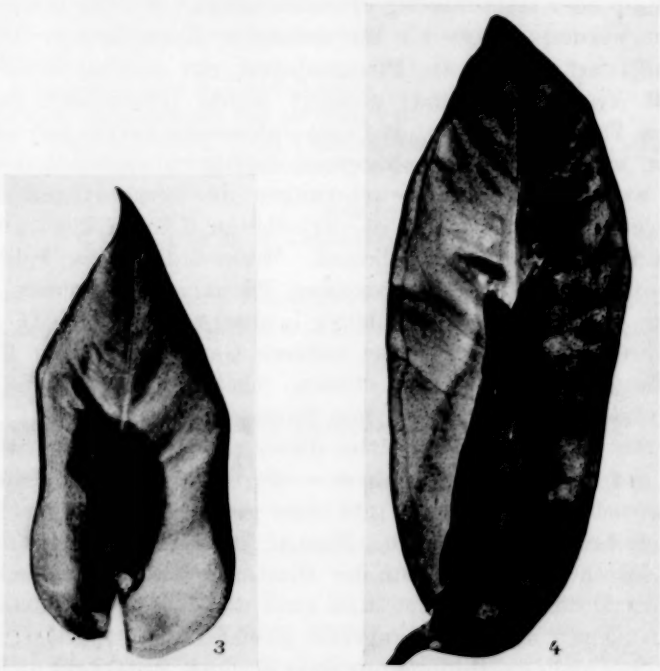


Abb. 1. Verschiedene Formen dorsaler Adventivblättchen bei *Anthurium scherzerianum*. Fig. 1 zwei verkümmerte schüsselförmige Auswüchse auf der Blattunterseite; Fig. 2 und 3 ascidoide Adventivblattformen; Fig. 4 peltoide Form, die sehr früh am Laubblatt entstand und daher stark in das Längenwachstum miteinbezogen wurde. Fig. 1—3: $^3/_4$ der natürlichen Größe; Fig. 4: $^1/_2$ natürliche Größe.

die verschiedene Größe der Adventivblättchen auf; ihre Gesamtlänge schwankt nämlich zwischen 1—15 cm; dagegen beträgt die Breite nur 1—2 cm oder wenig darüber. Das bedeutet für solche Adventivblattbildungen eine außergewöhnliche Größe, verglichen etwa mit den Dorsalschläuchen von *Tococa*, wo diese nur eine Länge von 3,5 cm erreichen. Dem kritischen Betrachter fallen dabei sofort verkümmerte Bildungen an der Spreitenunterseite mancher Blätter auf, wie sie in Fig. 1 dargestellt sind; ihre schüsselförmige Gestalt scheint bereits auf den ersten Blick ihre Entstehung zu verraten. Führt man nämlich die voll entwickelten Blättchen auf diese Schüsselform zurück, so wird von vornherein klar, daß sich die Ränder dieser Adventivblättchen frei-flügelartig von der Spreite des Mutterblattes abheben müssen und daß nur der mittlere Teil der Excrescenzen mit der Blattspreite verbunden sein kann. Auf die verschiedene Länge der Blättchen sowie auf die Schüsselform der verkümmerten wird weiter unten noch zurückzukommen sein.

Daß ähnliche Bildungen auch an anderen Pflanzen gefunden wurden, bedarf kaum der Erwähnung. Das schönste Gegenstück zu *Anthurium scherzerianum* bildet wohl die als *Xanthosoma atrovirens var. appendiculatum* (SCHOTT) ENGLER in unseren Gärten kultivierte *Aracee*, die auf der Blattunterseite ebenfalls schüssel- bis schlauchförmige Adventivblättchen trägt; diese entstehen hier jedoch fast immer in Einzahl und sind mehr der Spitze der Blattspreite genähert; unter Gewächshauskulturen finden sich seltener auch Blätter mit 2 Adventivblättchen oder solche, die gänzlich frei von Excrescenzen sind.

Gelegentlich treten derartige Bildungen, die dann als „naht- oder bootförmig" bezeichnet werden, auch an *Anthurium crassinervium* SCHOTT auf. Diese Auswüchse, die gewöhnlich in der Literatur mit den Ausdrücken Excrescenzen, Enationen, Adventivblättchen, Überspreitungen und ähnlichen Benennungen belegt werden, können mitunter auch bei einer Reihe anderer *Araceen* angetroffen werden, wo sie ebenfalls meist auf der Unterseite der Blattspreiten entstehen. Solche Fälle finden sich unter anderem bei *Colocasia esculenta* SCHOTT, bei *Caladium hybridum hort.*, *Syngonium auritum* SCHOTT; auch hier werden die Auswüchse schüssel-, kahn- oder ohrenförmig genannt. Nähere Einzelheiten sowie ausführliche Literatur über diese Erscheinungen bietet die „Pflanzen-Teratologie" von PENZIG, 2. Auflage 1922. Daß solche becherförmigen Adventivblättchen als „Abnormitäten" außer bei *Araceen* auch in verschiedenen anderen Pflanzenfamilien gelegentlich beobachtet werden können, ist hinlänglich bekannt. So beschreibt schon GOEBEL einen derartigen Fall bei *Brassica oleracea*, wo ein becherförmiger Auswuchs („Fieder") auf der Blattoberseite in Erscheinung trat. Die in Fig. 2 abgebildete Adventivblattbildung von *Anthurium scherzerianum* erinnert in ihrer typischen Ausprägung an die dorsalen Blattschläuche verschiedener *Melastomaceen*-Gattungen, namentlich der

Tococa-Arten, wenn man sie etwa mit der Abbildung von *Tococa lancifolia* (Abb. 1588) bei Troll vergleicht. Man müßte sich nur vorstellen, daß das Flächenwachstum der Adventivblättchen — besonders an den Randpartien — noch mehr unterdrückt und die „Querzone", wenn man sich so ausdrücken darf, stärker entwickelt würde, so erhielte man etwa die langausgezogenen Doppelschläuche der Blattunterseite von *Tococa lancifolia*.

Erwähnung verdient noch, daß derartige Adventivblättchen auch als sog. teratologische Bildungen bei anderen *Melastomaceen*-Gattungen auftreten können, hervorgerufen durch tierische Parasiten, worüber Ross ausführlicher berichtet. Die von Ross abgebildeten Enationen bei *Conostegia subhirsuta* D. C. und anderen weisen allerdings nicht Schlauchform auf und werden zumeist in Vielzahl auf Blattober- wie -unterseite gebildet.

Mit diesem Hinweis werden wir bereits auf die Besprechung der *Ursachen* solcher Spreitenausgliederungen hingeführt. Abgesehen von den normal auftretenden Blattschläuchen bei *Melastomaceen* können derartige Bildungsabweichungen auf 3 verschiedene Tatsachen zurückgeführt werden. Die eine mögliche Ursache zur Bildung von Adventivblättchen hat bereits oben bei Behandlung der *Melastomaceen* Erwähnung gefunden. Ähnliche organoide Gallen dieser Art scheinen nicht allzu häufig vorzukommen; vor allem die Schlauchbildung der Enationen ist sehr selten zu beobachten. Näheren Aufschluß hierüber erteilen die Zusammenstellungen von Penzig und Küster. Häufiger dagegen dürften derartige Auswüchse an Spreiten als „zufällige Bildungen" auftreten, besonders an Gewächshauskulturen, wo sie als eine Folge von „Überernährung" zu deuten sind. Hier sollen vor allem hohe Temperatur und große Feuchtigkeit ihre Bildung begünstigen. Den Gärtnern sind solche Fälle von Überspreitung wohlbekannt, da sie ab und zu immer wieder an gut ernährten Exemplaren auftreten. Auch solche Beobachtungen sind in Penzigs Teratologie zusammengestellt. Schließlich ist aber auch noch die Möglichkeit gegeben, daß derartige Blattschläuche regelmäßig an Pflanzen vorkommen und diese Erscheinungen dann als echte Mutationen zu werten sind. Ein Beispiel hierfür scheint uns *Xanthosoma atrovirens var. appendiculatum* zu liefern. Leider wurden jedoch unseres Wissens keine näheren Untersuchungen an diesem Objekt durchgeführt.

Bei *Anthurium scherzerianum* liegt nun weder eine Gallenbildung vor, noch konnte zwischen dem Auftreten der schlauchtragenden Blätter und den einwirkenden Außenfaktoren irgendeine Beziehung gefunden werden. Man würde daher nicht unberechtigt annehmen, daß es sich hier tatsächlich um eine genetisch fixierte Bildungsabweichung handelt, ähnlich wie bei dem verwandten *Xanthosoma*. Die weitere Beobachtung

der Nachkommenschaft dieser interessanten Pflanzen soll später darüber Aufschluß erteilen.

Hier interessierte zunächst die Entwicklung und Histogenese der Dorsalschläuche aus dem Blattgewebe. Wie bereits oben vermerkt, kann man gelegentlich rudimentäre Adventivblättchen auf Spreiten finden, deren „Rand"- und Flächenwachstum unterdrückt wurde und die sich dann etwa in der Gestalt von Schüsselchen präsentieren, wie Fig. 1 zeigt. Es war daher von vornherein anzunehmen, daß junge Stadien solcher Dorsalschläuche schüsselförmiges Aussehen aufweisen würden. Dies ist nun tatsächlich auch der Fall. Fig. 5 zeigt ein junges Blatt, das seitlich einen schüsselförmigen Auswuchs trägt; ein etwas weiter entwickelter Dorsalschlauch ist auf Fig. 6 abgebildet. Aus dem Vergleich der beiden Blätter erkennt man sofort, daß die Excrescenzen wohl noch in recht jugendlichen Stadien angelegt wurden, daß jedoch die Zeit der Anlegung nicht so genau fixiert ist. Das Blatt der Fig. 5 ist etwas älter als das der Fig. 6 und dennoch ist auf Fig. 6 der Auswuchs schon viel weiter entwickelt. Die Zeit der Anlegung ist also gewissen Schwankungen unterworfen. Zunächst ist aber festzuhalten, daß die Adventivblättchen nicht als „Eindällungen der Spreitenfläche", wie dies Troll für *Tococa*-Arten vermutet, angelegt werden, sondern als echte Excrescenzen, indem sich um eine Mittelpartie rings eine „Randzone" aufwölbt, wodurch die Schüsselform hervorgebracht wird. Da nun dem Blatt in diesem Stadium, wie Fig. 5 und 6 zeigen, noch ein starkes Längenwachstum bevorsteht, so ist es einleuchtend, daß die dorsalen Blattbecher in dieses Längenwachstum miteinbezogen werden, je früher sie am Blatt entstehen, desto heftiger (Fig. 4). Wächst dabei der Rand des Blattbechers nach allen Seiten gleichmäßig aus, so entstehen Formen, wie Fig. 4 eine darstellt, die man als peltoid bezeichnen könnte. Wächst dagegen — bei unterdrücktem Flächenwachstum — der der Querzone des Schildblattes homologe untere Rand des Adventivblättchens stärker, so entstehen analog ascidoide Blattformen (Fig. 2 und 3).

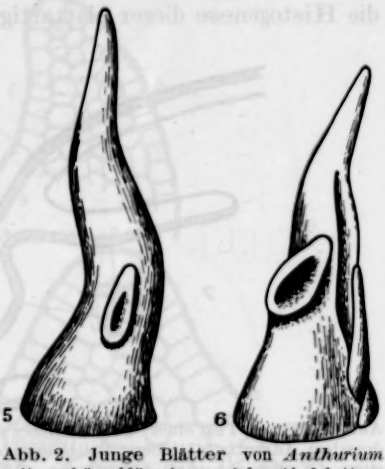


Abb. 2. Junge Blätter von *Anthurium* mit schüsselförmigen Adventivblattanlagen auf der Dorsalseite; Fig. 5 von der Seite gesehen; Fig. 6 schräg von vorne betrachtet. Beide Figuren 26mal.

Vom anatomischen Standpunkt aus ist über die Adventivblättchen nur ergänzend zu berichten, daß sie dieselbe Bauweise erkennen lassen wie sonst derartige Bildungen auch. Sie sind wie das Mutterblatt in

Palisaden- und Schwammparenchym gegliedert und kehren in üblicher Weise ihre Unterseite der Unterseite des Mutterblattes zu. Eine etwas schematisierte Übersicht hierzu bietet Fig. 7.

Als wichtigste Frage erhebt sich nun die folgende: Entstehen diese peltoiden oder ascidoiden Adventivblättchen auf ähnliche Weise wie die echten Schild- und Schlauchblätter oder läßt sich auch auf Grund ihrer Entstehungsweise ihr teratologischer Charakter nachweisen? Um diese Frage zu klären, untersuchte ROTH im Rahmen dieser Arbeit die Histogenese dieser blattartigen Bildungen.

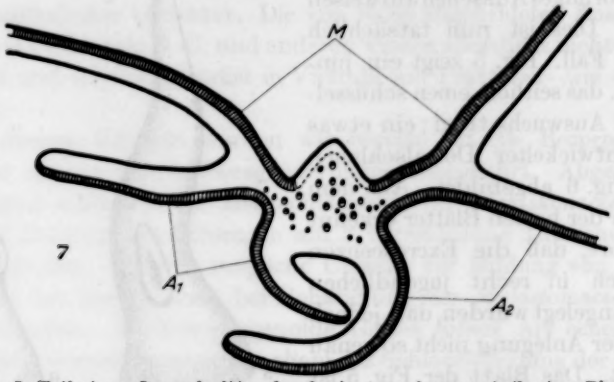


Abb. 3. Fig. 7 Teil eines Querschnittes durch ein erwachsenes *Anthurium*-Blatt mit zwei dorsalen Adventivblättchen; Palisadenparenchym (schraffiert) und Leitbündel der Mittelrippe (Xylem schwarz) eingetragen. *M* Spreitenhälften des Mutterblattes; A_1 und A_2 Spreiten der beiden Adventivblättchen. $5^1/_2$fach vergrößert.

Als erstes war dabei zu klären, welche Wachstumsart die Blattränder des Mutterblattes einschlugen, um von hier aus einen Vergleich mit dem „Randwachstum" der Adventivblättchen ziehen zu können. Fig. 8 und 9 zeigen Querschnitte durch Blattränder sehr junger Spreiten; wie aus der Segmentierung der Randzelle hervorgeht, handelt es sich hier um eine zweischneidige subepidermale Initiale, die sich in reger Teilungstätigkeit befindet. Da fast bei allen *Araceen* — wie auch hier — eine konvolutive Vernation verwirklicht ist, müssen nach außen jeweils die größeren Segmente zu liegen kommen, was durch rascheres Heranwachsen der Zellen und stärkere Teilungstätigkeit derselben bewirkt wird (s. Abb. 4). Ein Übersichtsbild über die Spreitenquerschnittsform in diesem Altersstadium vermittelt Fig. 12; bei *R-R* liegen die Initialzellen der Blattränder. Ränder bedeutend älterer Blätter sind auf den Fig. 10 und 11 dargestellt. Es wird auf diesen Figuren deutlich, daß auch hier noch eine zweischneidige subepidermale Initiale in Tätigkeit ist. Die stark vergrößerten Zellen stellen Oxalatzellen dar, die bei *Anthurium scherzerianum* in großer Anzahl und bereits kurz hinter der wachsenden Blattrandinitiale angelegt werden. Infolge des Teilungs-

modus dieser zweischneidigen subepidermalen Randzelle erscheinen die Blatträndер von *Anthurium* dauernd etwas zugespitzt. Anders verhält es sich aber mit den „Rändern" der Adventivblättchen, wovon Fig. 14 ein Übersichtsbild im Querschnitt vermittelt. Es handelt sich hier bereits um ein fortgeschritteneres Stadium von adventiver Blattbildung. In diesem Falle entstand nur ein einziges Adventivblättchen, dessen Ränder deutlich abgerundet genannt werden können. Wie aber

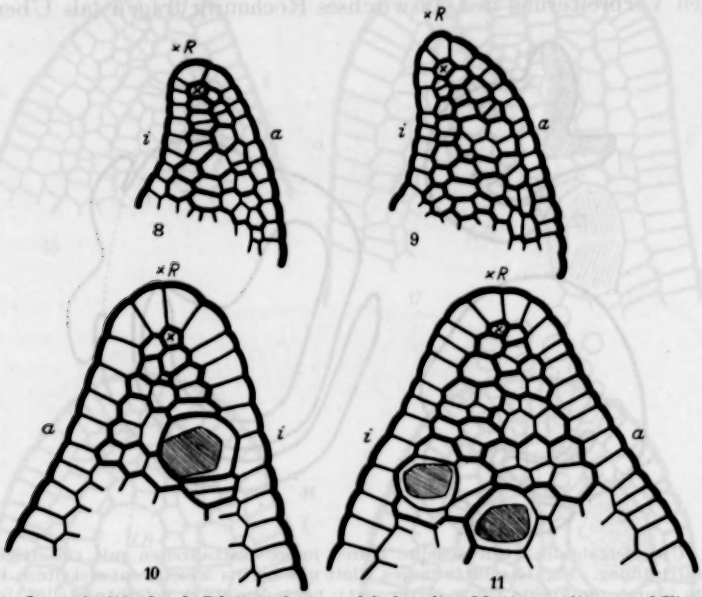


Abb. 4. Querschnitte durch Blattränder verschieden alter Mutterspreiten; auf Fig. 8 und 9 sehr junger Blätter. *R* Die zweischneidigen subepidermalen Randinitialen; die von ihnen abgegebenen Segmente stärker nachgezogen. Oxalatkristalle schraffiert. *i* Innenseite; *a* Außenseite. Alle Figuren 170mal.

stellt sich der Rand der Dorsalschläuche bei stärkerer Vergrößerung betrachtet dar? Hiervon geben Fig. 15—18 eine Anschauung: man erkennt auf Fig. 16 sofort eine antiklinale Reihenanordnung der Zellen, die lediglich an den Orten der Leitbündelbildung gestört wird. Das Wachstum dieser Adventivblatträndер ist also vorwiegend gekennzeichnet durch Periklinalteilungen, die ab und zu durch Antiklinalteilungen unterbrochen werden, um die laufende Verbreiterung des Blattrandes zu kompensieren. Ähnliche Reihenanordnungen der Zellen zeigen auch die Fig. 17 und 18. Ein so geartetes Wachstum des Blattrandes erscheint äußerst frappierend und zunächst unerklärlich. Aber auch jüngere Stadien von dorsalen Blattauswüchsen bieten kein anderes Bild. In Fig. 15 ist ein relativ junger Blattauswuchs gezeigt, der ebenfalls Reihenanordnung der Zellen aufweist (Übersicht hierzu Fig. 12). Noch deutlicher wird die

Tätigkeit des Reihenmeristems, wenn wir auf die allerjüngsten Stadien der Dorsalauswüchse zurückgreifen. Auf Fig. 22 ist ein solcher Auswuchs gerade in Bildung begriffen; es wird auf dieser Abbildung vollkommen klar, daß die erste subepidermale Schicht durch häufige Periklinalteilungen gerade mehrschichtig zu werden beginnt und so ein Auswuchs auf der Blattunterseite entsteht. Auch hier sind bereits neben den Periklinalteilungen Antiklinalteilungen festzustellen, die der zunehmenden Verbreiterung des Auswuchses Rechnung tragen (als Übersicht

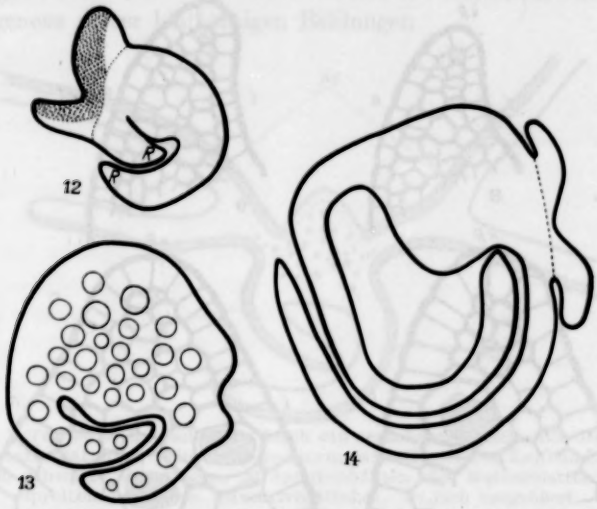


Abb. 5. Übersichtsbilder. Querschnitte durch junge Blattspreiten mit einseitiger Adventivblattbildung. Fig. 12 relativ junges Blatt mit bereits kräftig entwickeltem Dorsalauswuchs (durch punktierte Linie abgegrenzt); besonders stark gefärbte Stellen im Präparat punktiert. *R-R* Ränder des Mutterblattes. Fig. 13 Spreite mit kleinem schüsselförmigen Dorsalauswuchs; Leitbündel eingezeichnet. Fig. 14 ältere Adventivblattbildung; Ränder des Mutterblattes sowie des Adventivblättchens noch im Wachstum begriffen. Fig. 12 und 13 40mal. Fig. 14 16mal.

zu Fig. 22 kann Fig. 13 dienen). Rückschreitend zu den ersten Anfängen dieser dorsalen Meristembildung erhalten wir Bilder, wie Fig. 20 eines darstellt. Ja, wir können sogar mit Leichtigkeit die allerersten Periklinalteilungen in der subepidermalen Schicht beobachten, wenn wir Fig. 19 betrachten. Vor der Bildung der ersten Periklinalwände strecken sich aber die Zellen der ersten subepidermalen Schicht in radialer Richtung ganz erheblich in die Länge und ziehen auch noch Antiklinalwände ein, was auf den Fig. 19, 20, 21 und 23 sehr deutlich zum Ausdruck kommt. Hier ist also auf der Dorsalseite des Blattes ein eindeutiges Reihenmeristem im Sinne SCHOUTES mit einer subepidermalen Initialschicht tätig. Diese Initialschicht unter der Epidermis bleibt dauernd als Initialencambium erhalten, wenn auch die Tochterzellen, die daraus hervorgehen, selbst eine begrenzte Zeit teilungsfähig bleiben, wie dies

früher schon für Ventralmeristeme festgestellt werden konnte (ROTH, 1953). Sehr deutlich werden die Verhältnisse, wenn wir ein junges *Anthurium*-Blatt in seiner Gesamtheit betrachten. Einen Querschnitt durch die unterste Spreitenregion eines solchen haben wir auf Fig. 25

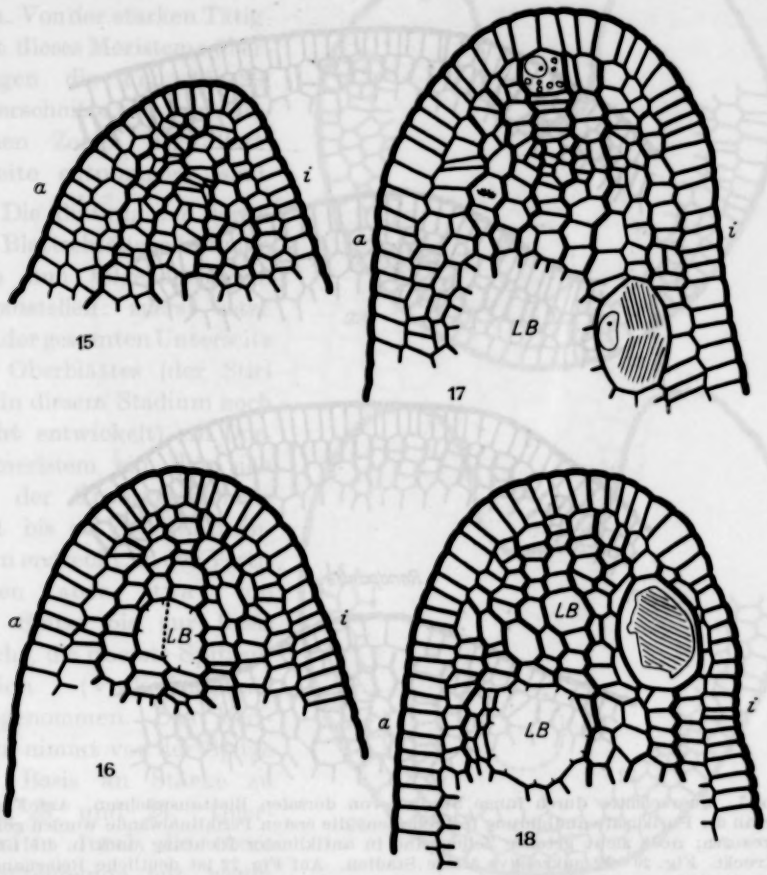


Abb. 6. Querschnitte durch ältere Randbildungen der Adventivblättchen; die mit Hilfe des subepidermalen Meristems gebildeten antiklinen Zellreihen stärker eingerandet. Auf Fig. 18 soeben eingezogene Periklinalwände in der ersten subepidermalen Schicht sehr gut erkennbar. Auf Fig. 16—18 Zellen der Leitbündel nicht eingezeichnet; Oxalatkristalle schraffiert. Auf Fig. 17 eine junge Oxalatzelle mit Kern und einzelnen Kriställchen sichtbar; darunter in Entstehung begriffene Leitbündelanlage. *i* Innenseite; *a* Außenseite. Sämtliche Figuren 170mal.

festgehalten. Hier wurde vornehmlich eine Gegenüberstellung des Ventralmeristems und des Dorsalmeristems angestrebt. Wie alle daraufhin untersuchten *Araceen*-Blätter weist auch das junge *Anthurium*-Blatt, besonders in Stielnähe, ein starkes Ventralmeristem auf, das sich auf der Figur in der typischen Anordnung der Zellreihen manifestiert. Auf der Dorsalseite des Blattes sehen wir dagegen in der ersten subepider-

malen Schicht ein zweites Meristem entstehen, das gerade in Bildung begriffen ist. Das Ventralmeristem, das ja bekanntlich für die Organdifferenzierung von wesentlicher Bedeutung ist, eilt also dem Dorsalmeristem in der Entwicklung weit voraus. Dieses Dorsalmeristem konnten

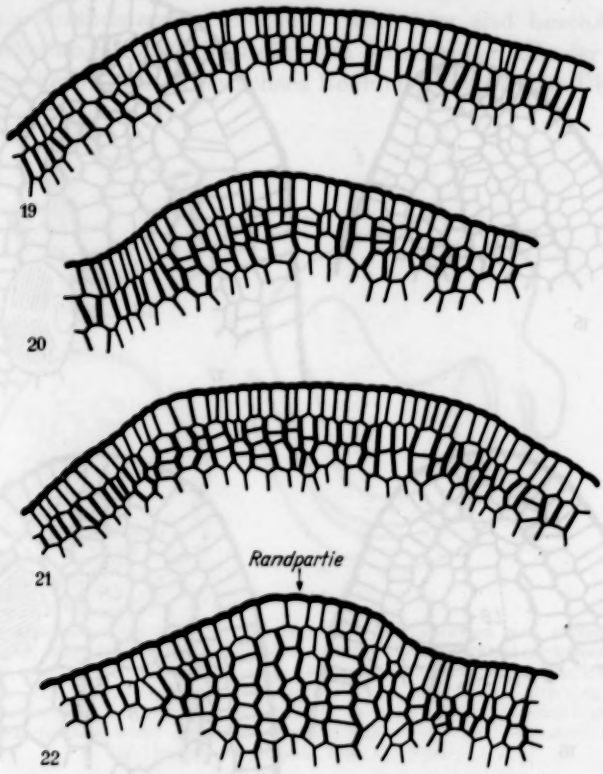


Abb. 7. Querschnitte durch junge Stadien von dorsalen Blattauswüchsen. Auf Fig. 19 Beginn der Periklinalwandbildung festgehalten; die ersten Periklinalwände wurden gerade eingezogen; noch nicht geteilte Zellen sind in antiklinaler Richtung stark in die Länge gestreckt. Fig. 20–22 sukzessive ältere Stadien. Auf Fig. 22 ist deutliche Reihenanordnung der Zellen zu erkennen; die Randpartie entwickelt sich am Auswuchs bereits stärker als der mittlere Abschnitt (Übersicht hierzu Fig. 13); ebenso auf Fig. 20, während auf Fig. 21 noch ein einheitlicher dorsaler Auswuchs vorhanden ist. Sämtliche Figuren 170mal.

wir fast an allen jungen Blättern der vermutlich mutierten *Anthurien* feststellen, auch an solchen, die selbst keine Dorsalauswüchse bildeten. Nur war bei diesen die Bildung des Dorsalmeristems oft sehr gering und man konnte unter der Epidermis oft nur einzelne wenige Periklinalteilungen beobachten. Gemäß der früheren oder späteren Entstehung der Dorsalschläuche kann man auch bei gleichaltrigen Blättern eine verschieden starke Entwicklung des Dorsalmeristems erkennen. Das Laubblatt der Fig. 31 ist beispielsweise bedeutend jünger als das auf Fig. 13 abge-

bildete, und dennoch hat es schon ein starkes Dorsalmeristem entwickelt — allerdings ist es hier noch ein kontinuierliches, gleichmäßig tätiges Meristem ohne Bevorzugung besonderer Partien. Von der starken Tätigkeit dieses Meristems überzeugen die Fig. 26—29, Querschnitte, die verschiedenen Zonen der Blattspreite entnommen sind.

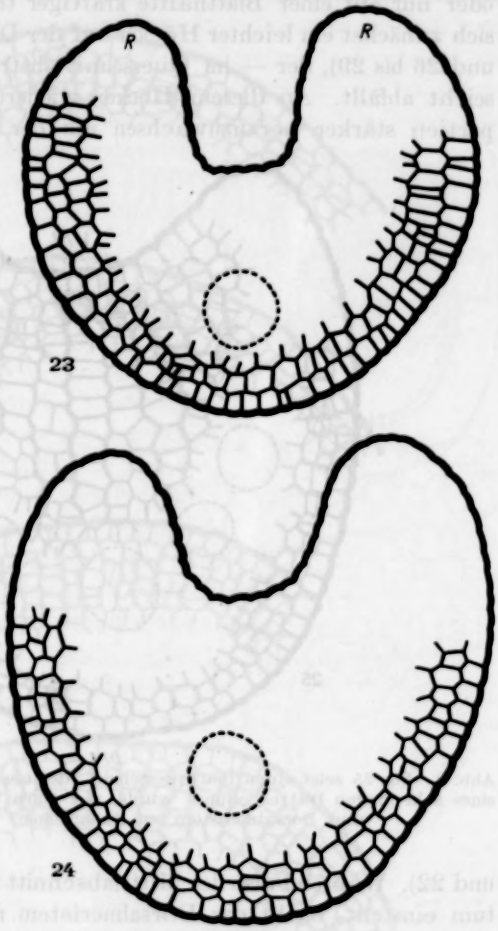


Abb. 8. Ganze Querschnitte durch junge Blattspreiten von *Anthurium*. Fig. 23 in der Nähe der Spitzenregion geschnitten, daher nur spärliche Periklinalteilungen in der Subepidermis zu finden. Fig. 24 etwas tiefer geführter Schnitt, an dem bereits eine lebhaftere Teilungstätigkeit in der Subepidermis zu beobachten ist. Leitbündel mit punktierter Linie eingerandet. Beide Figuren 170mal.

Die Bildung der dorsalen Blattschläuche hat man sich nun folgendermaßen vorzustellen: zuerst setzt auf der gesamten Unterseite des Oberblattes (der Stiel ist in diesem Stadium noch nicht entwickelt) ein Dorsalmeristem ein, das sich in der Transversalebene fast bis zu den Blatträndern erstreckt, in der Vertikalen aber etwa von der Spitze bis zur Basis reicht, die oberste Spitzenregion (Vorläuferspitze) ausgenommen. Das Meristem nimmt von der Spitze zur Basis an Stärke zu (Fig. 23 und 24, Querschnitte durch die obere Spreitenregion mit wenig Periklinalteilungen) und erreicht seine Hauptausdehnung etwa im unteren Drittel des Oberblattes. Nachdem das Meristem kürzere Zeit gleichmäßig auf der Dorsalseite tätig war (die Ergebnisse schwanken hier von Blatt zu Blatt), beginnt es an bestimmten Abschnitten stärker zu arbeiten. Dies wird unter anderem auf den Fig. 20, 22 und 27 offenbar. Wie Fig. 24 und 25 erkennen lassen, sind die der Mittelrippe genäherten Blatteile die Orte stärkerer Meristembildung, während die Teilungs-

tätigkeit gegen die Blattränder hin sukzessive abnimmt. Je nachdem, ob 2 oder nur 1 Dorsalschlauch entsteht, ist das Meristem auf beiden oder nur auf einer Blatthälfte kräftiger tätig. Auf diese Weise bildet sich zunächst ein leichter Höcker auf der Dorsalseite des Blattes (Fig. 31 und 26 bis 29), der — im Querschnitt betrachtet — nach beiden Seiten seicht abfällt. An diesem Höcker wiederum beginnen nun die Randpartien stärker heranzuwachsen als der mittlere Abschnitt (Fig. 13

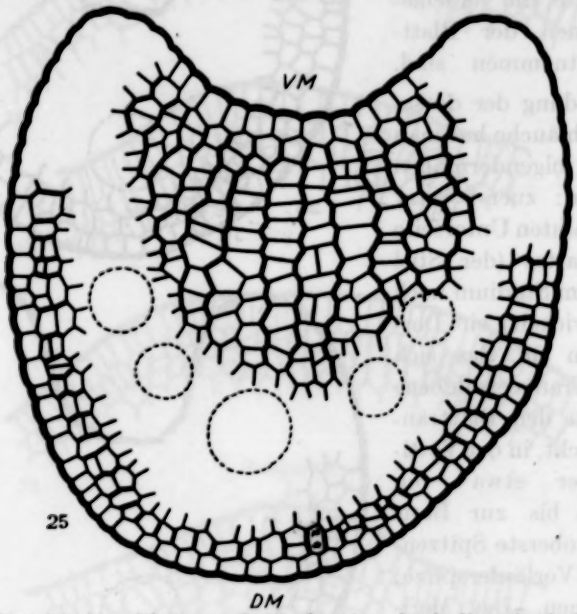


Abb. 9. Fig. 25 zeigt einen Blattquerschnitt, der etwa durch die unterste Spreitenregion eines sehr jungen Blattes geführt wurde, um einen Vergleich zwischen Ventralmeristem und Dorsalmeristem zu ermöglichen. Vergrößerung 212mal.

und 22). Während also der Mittelabschnitt nach einiger Zeit sein Wachstum einstellt, bleibt das Dorsalmeristem rings um die mittlere Partie auch weiterhin in Tätigkeit und wir gelangen auf diese Weise zu einer schüsselförmigen Erhebung auf der Dorsalseite des Blattes (Fig. 12—14). Das Dorsalmeristem bleibt demnach dauernd an den „Rändern" der Adventivblättchen erhalten, solange bis das „Randwachstum" durch Streckungs- bzw. Flächenwachstum abgelöst und ersetzt wird. Wir haben hier also den sonderbaren Fall verwirklicht, daß an einem Blatt zweierlei Randbildungen angetroffen werden; nämlich sowohl ein echtes Randwachstum an den Rändern des „Mutterblattes" mit Hilfe von zweischneidigen subepidermalen Initialen, als auch ein „Randwachstum" der Adventivblättchen, das durch die Tätigkeit eines echten subepidermalen Reihenmeristems bewerkstelligt wird. Auf Fig. 14 finden wir

noch einmal die Übersicht eines Querschnittes durch eine Blattspreite, bei der beide Arten von Randbildung gegeben sind. Wie wir schon früher bemerkten, unterscheiden sich die Querschnitte der beiden

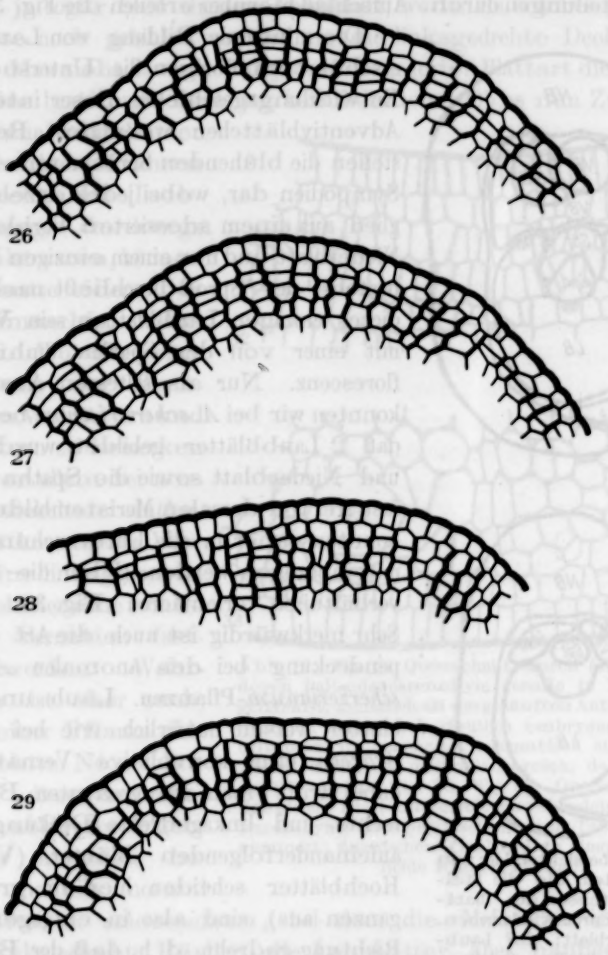
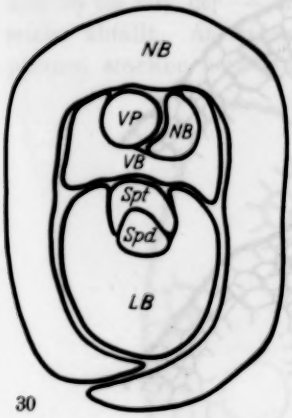


Abb. 10. Querschnitte durch junge Blattauswüchse, auf denen die Reihenanordnung der Zellen besonders deutlich wird; durch Einziehen von etwa 4–5 Periklinalwänden wurden bis zu 6 Stockwerke von Zellen übereinander gebildet; sämtliche Zellen einer Reihe gingen aus einer Mutterzelle hervor. Übersichten hierzu Fig. 30 und 31. Alle Figuren 170mal.

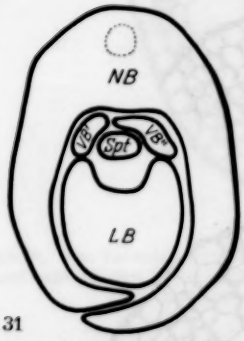
Randbildungen meist schon rein äußerlich durch ihre spitzigere bzw. abgestumpftere Form (vgl. hierzu die Fig. 8 und 10 mit Fig. 17 und 18).

Während die Ränder der Adventivblättchen noch im Wachstum begriffen sind, setzt auch die anatomische Scheidung des Mesophylls in Schwamm- und Palisadenparenchym ein, und zwar vollzieht sie sich dadurch, daß die Zellen des zukünftigen Schwammparenchyms fast

keine weiteren Zellteilungen mehr in diesem Stadium erfahren (s. Fig. 14), während sich die künftigen Palisadenzellen durch Antiklinalteilungen noch stark aufzugliedern beginnen; dabei macht jede Zelle noch etwa 1—2 Zellteilungen durch. Aufschluß hierüber erteilen die Fig. 32 und 33.



30



31

Abb. 11. Übersichtsbilder von Querschnitten, die die Stellungsverhältnisse der Blattorgane am Sproß wiedergeben. *NB* Niederblatt; *LB* Laubblatt; *Spd* Spadix; *Spt* Spatha; *VB* Vorblatt; *VB'* und *VB''* die beiden Spitzen des Vorblattes; *VP* Vegetationspunkt. Beide Figuren 33mal.

Die minimale Bildung von Laubblättern erschwert im übrigen die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte dieser interessanten Adventivblättchen wesentlich. Bekanntlich stellen die blühenden Sprosse von *Anthurium* Sympodien dar, wobei jedes einzelne Sproßglied aus einem adossierten Vorblatt, einem Niederblatt und nur einem einzigen Laubblatt besteht; der Sproß beschließt nach Bildung dieses einzigen Laubblattes sein Wachstum mit einer von der Spatha umhüllten Inflorescenz. Nur als seltenen Ausnahmefall konnten wir bei *A. scherzerianum* beobachten, daß 2 Laubblätter gebildet wurden. Vor- und Niederblatt sowie die Spatha sind aber fast frei von dorsalen Meristembildungen und konnten daher in die Untersuchungen nicht miteinbezogen werden. (Über die Stellungsverhältnisse orientieren Fig. 30 und 31.) Sehr merkwürdig ist auch die Art der Knospendeckung bei den anomalen *Anthurium scherzerianum*-Pflanzen. Laub- und Niederblätter weisen natürlich wie bei fast allen *Araceen* eine konvolutive Vernation auf; dabei trifft man im gesamten Blattverein rechts- und linksgedrehte Deckung an. Die aufeinanderfolgenden Blätter (Vor- und Hochblätter scheiden hier im großen und ganzen aus) sind also in entgegengesetzter Richtung gedreht, d. h. daß der Blattverein als Einheit betrachtet eine gegenwendige Rollung aufweist. Das Außergewöhnliche daran ist aber, daß jede Blattsorte für sich betrachtet eine gleichwendige Rollung offenbart. Die Niederblätter jedes untersuchten Sprosses schlugen nämlich fast immer eine rechtsgedrehte Deckung ein, auch bei verschiedenen Pflanzen; dies besagt, daß der linke Blattrand jeweils vom rechten gedeckt wurde. Die Laubblätter dagegen zeigten durchwegs linksgedrehte Deckung. Innerhalb eines Sympodiensystems war diese Reihenfolge immer genau eingehalten, abgesehen von gelegentlichen

Abweichungen. Besonders interessant wurden die Deckungsverhältnisse, wenn abnormerweise noch ein zweites Laubblatt auf das erste folgte; dann zeigte nämlich auch dieses zweite Laubblatt dieselbe Deckung wie das erste; ja sogar beim dritten Laubblatt, wenn ein solches ganz ausnahmsweise noch gebildet wurde, war die linksgedrehte Deckung eingehalten. Man sieht daraus, daß jedenfalls in jeder Blattart die Tendenz steckte, eine bestimmte Drehung beizubehalten. Ob es nun Zufall war, daß sämtliche Niederblätter der untersuchten Pflanzen rechtsgedreht, die Laubblätter dagegen durchwegs linksgedreht waren, können wir nicht entscheiden; doch ist es immerhin wahrscheinlich. Wo aber eine Überdeckung der Blattränder von Vorblättern und Hochblättern zu bemerken war, so vor allem bei normal entwickelten *Anthurien*, dort konnte für Vorblätter eine linksgedrehte, für Hochblätter eine rechtsgedrehte Vernation festgestellt werden. Wahrscheinlich ist aber auch, daß bei einer Pflanze mit linksgedrehten Niederblättern auf diese rechtsgedrehte Laubblätter folgen. In dieser Annahme bestärkte uns ein normal entwickeltes *A. scherzerianum*, bei dem die Mehrzahl der Niederblätter linksgedrehte Ränder, die Laubblätter aber häufiger rechtsgedrehte Knospenlage aufwiesen. Jedoch war bei den normalen *Anthurien* diese Regelmäßigkeit in der Knospendeckung durchaus nicht in so ausgeprägter Form erhalten wie bei der vermutlichen Mutation.

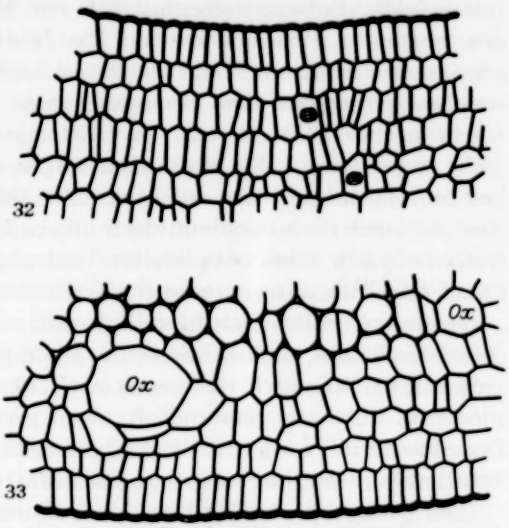


Abb. 12. Fig. 32 Querschnitt durch ältere Spreite, deren Palisadenparenchym gerade in Bildung begriffen ist, kenntlich an der gehäuften Antiklinalwandbildung; Zellen noch deutlich embryonal; 2 Kernteilungen in Anaphase schematisch eingezeichnet. Zellen noch sehr protoplasmareich, daher dunkler gefärbt als auf Fig. 33. Fig. 33 Querschnitt durch das gleiche Blatt mit gerade entstehendem Schwammparenchym; Mesophyllzellen zum Teil schon abgerundet; dazwischen Oxalatzellen eingestreut (*Ox*). Beide Figuren 170mal.

Diese Vernationsverhältnisse wurden unter anderem deshalb so ausführlich erwähnt, weil gelegentlich behauptet wird, daß derartige Blattauswüchse bei einseitiger Entstehung meistens auf der geförderten Blatthälfte aufträten; in unserem Falle wäre das die linke Spreitenhälfte. Daß diese Gesetzmäßigkeit aber auf unser Objekt nicht zutrifft, darüber geben unsere Abbildungen genügend Aufschluß.

Schlußbetrachtung.

Durch die Tatsache, daß bei fast allen Laubblättern der *anomalen A. scherzerianum*-Pflanzen ein Dorsalmeristem — wenn auch in verschieden starken Ausmaßen — vorhanden ist, wird evident, daß sämtliche Blätter im Grunde wohl die *Fähigkeit* besitzen, dorsale Blattschläuche auszubilden. Sollte sich das abnorme Verhalten der Pflanzen tatsächlich als Folge einer echten Mutation erweisen, so dürfte in dieser prinzipiellen Potenz wahrscheinlich ein Hauptunterschied gegenüber den normalen Pflanzen liegen. Die Bildung der Adventivblättchen scheint aber nicht unbedingt mit dieser Anlage verknüpft zu sein. Unter welchen physiologischen Bedingungen es dann zu umgrenzten Auswüchsen auf der Dorsalseite der Blätter kommt, können wir hier noch nicht entscheiden. Wir erwähnten vorhin schon, daß uns diese Fähigkeit, ein Dorsalmeristem zu entwickeln, bei *Araceen* gerade am wenigsten verwunderlich erscheint, da in dieser Familie bei den meisten Vertretern ein sehr stark entwickeltes Ventralmeristem angetroffen werden kann, mit Hilfe dessen meist die Abrundung der früher so genannten „unifazialen" Stiele bewerkstelligt wird. Daß aber die Spatha von *A. scherzerianum*, die bei anderen Araceen gerne Bildungsabweichungen aufweist, nie Dorsalschläuche entwickelt, ist unter diesem Gesichtspunkt wiederum durchaus verständlich; denn gerade sie besitzt ja weder ein Dorsalmeristem noch ein Ventralmeristem (bestenfalls nur ein stark reduziertes), was ihrer abgeflachten Form vollkommen entspricht.

Die Fähigkeit zur Bildung eines Dorsalmeristems bei den Laubblättern von *A. scherzerianum* ist etwas Außergewöhnliches. Bisher wurde noch kein einziger Fall bekannt, daß Blätter normalerweise auf ihrem Rücken ein Reihenmeristem erzeugen können. Wenn es hier auch, wie man zu sagen pflegt, „abnormal" auftritt, so wird es sicher anderwärts auch „natürlich", d. h. gesetzmäßig vorkommen. Bei Blättern mit stark entwickelten Mittelrippen, gekielten Blättern oder solchen, die eine „dorsale Ligula", wie beispielsweise *Thalictrum* oder gelegentlich *Ginkyo*, ausbilden, wäre immerhin die Möglichkeit gegeben, daß derartige Bildungen mit Hilfe eines solchen Dorsalmeristems entstehen.

Mit diesem außergewöhnlichen Fall von dorsaler Meristembildung ist nun außerdem noch der Beweis erbracht worden, daß sehr wohl auch subepidermal entstehende Gewebe die Fähigkeit besitzen, Randbildungen, Auswüchse und dergleichen zu erzeugen. Wir erinnern hier an ein Zitat von Troll und Weber (1951, S. 43), wonach Ventralmeristeme nicht in der Lage sein sollen, Randbildungen an Blättern hervorzubringen. Die beiden Autoren, die sich hier gegen eine Arbeit von Roth (1949) wenden, äußern sich folgendermaßen: „Überhaupt leugnet Roth das Vorhandensein echt unifazialer Strukturen. Wo solche vorkommen, werden sie auf die Tätigkeit eines von Troll so bezeichneten Ventralmeristems zurückgeführt, das schon frühzeitig an den im ganzen bifa-

zialen Primordien auftreten soll. . . . Dementsprechend wird jenes Ventralmeristem auch für die Entstehung peltater Blätter verantwortlich gemacht, indem es metaleptisch den Schildauswuchs erzeugen soll. Dazu wie zur Bildung medianer Stipeln ist es aber als rein *subepidermales* Bildungsgewebe gar nicht imstande. Es weist keinerlei Beziehung zum Randwachstum auf und kann lediglich Verdickung bewirken."

Bei der Bildung der Adventivblättchen von *A. scherzerianum* baut also das Dorsalmeristem, das dem Ventralmeristem seiner Herkunft, Bildungsweise und Weiterentwicklung nach vollkommen gleichgesetzt werden kann, die gesamten dorsalen Blattschläuche auf, indem es auf bestimmte Partien begrenzt seine Tätigkeit entfaltet und so recht ansehnliche Blattränder erzeugt. Warum das Ventralmeristem bzw. Dorsalmeristem gerade als *subepidermales* Bildungsgewebe nicht zur Hervorbringung von Blatträndern in der Lage sein soll, ist uns um so unverständlicher, als wir wissen, daß das Randwachstum vornehmlich der Angiospermenblätter fast immer von *subepidermalen* Initialen ausgeht und meist erst viel später die Epidermis zur Randzellenbildung herangezogen wird. In beiden Fällen von Meristembildung einerseits und subepidermaler Initialenteilung andererseits trägt die Epidermis dem subepidermalen Wachstum eben dann durch Antiklinalteilungen Rechnung.

Daß Adventivblättchen auf Spreiten gerade häufig bei Überernährung im Gewächshaus oder durch Gallenbildung hervorgerufen werden, legt die Vermutung nahe, daß es sich hierbei um eine Wuchsstoffüberproduktion handelt. Bei Pflanzen, die solche adventive Bildungen regelmäßig auf Blättern hervorbringen, ist nun erst recht daran zu denken, daß es sich in diesem Falle um eine echte Mutation mit stärkerer Wuchsstoffproduktion handelt. Auf experimentellem Wege erscheinen diese Fragen — wenigstens teilweise — lösbar. Inwieferne die gesteigerte Wuchsstoffproduktion natürlich mit der Neubildung von Organen im Zusammenhang steht, ist ein zwar viel diskutiertes, bis heute aber noch ungelöstes Problem.

Schließlich mögen noch ein paar Worte über teratologische Bildungen im allgemeinen angeschlossen werden. Es ist nicht berechtigt, Bildungen, die uns zunächst merkwürdig und unerklärlich erscheinen, einfach mit dem Sammelbegriff „teratologische Bildungen" abzutun und ihnen weiter keine Bedeutung beizumessen. Auch in solchen Fällen, die uns krankhaft erscheinen, bringt die Pflanze sicherlich nur Neubildungen hervor, zu denen sie von vornherein die Veranlagung mitbringt. Bei dem Beispiel von *A. scherzerianum* wäre diese Veranlagung eben durch die Neigung zur Bildung eines Dorsalmeristems gegeben. TROLL (1939, S. 36) zitiert daher durchaus zu Recht bei Besprechung teratologischer Erscheinungen den Ausspruch DE CANDOLLES, in dem dieser auf derartige Abnormitäten hinweist; sie sind nach DE CANDOLLE „expériences que

la nature fait au profit de l'observateur". Wir haben es also einer solchen „Abnormität" zu verdanken, daß wir das Dorsalmeristem des Blattes als Äußerung einer in der Pflanze schlummernden Fähigkeit erkannten, die dann und wann unter besonderen äußeren oder inneren Bedingungen zur Verwirklichung gelangt.

Zusammenfassung.

1. Unter einer größeren Kultur von *Anthurium scherzerianum* wurden 6 Pflanzen entdeckt, deren Blätter dorsale Blattschläuche aufwiesen; es wird vermutet, daß es sich hierbei um eine echte *Mutation* handelt.

2. Die Histogenese der Adventivblättchen, die in Zwei- oder Einzahl auf der Spreitenunterseite entstehen, wurde einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Während der Blattrand der Mutterspreite ein normales Wachstum mit Hilfe zweischneidiger subepidermaler Initialen aufweist, erkennt man in den Rändern der Adventivblättchen deutliche Reihenanordnung der Zellen, die durch vorwiegende Periklinalteilungen in der Subepidermis hervorgebracht wird.

3. Als erste Anlage der Adventivbildungen kann man nämlich am Mutterblatt ein von Roth erstmals so bezeichnetes *Dorsalmeristem* erkennen, das sich in der Transversalebene fast bis zu den Blatträndern erstreckt, in der Vertikalebene aber von der Spitzenregion bis zur Basis der Spreite reicht. Dieses Dorsalmeristem ist ein echtes Initialencambium, gekennzeichnet durch tangentiale Teilungen in einer bestimmten Zellschicht, und kann kürzere Zeit ziemlich gleichmäßig auf der Blattunterseite tätig sein.

4. Erst später beginnt das Dorsalmeristem an bestimmten Stellen stärker zu arbeiten; bevorzugt sind dabei die beiden der Mittelrippe genäherten Flankenteile der Spreite. Je nachdem, ob nur 1 Schlauch oder 2 Schläuche entstehen, ist das Meristem auf beiden oder nur auf einer Seite stärker tätig. Auf diese Weise bilden sich zunächst 1 bis 2 leichte Höcker auf der Dorsalseite des Blattes.

5. An diesem Höcker wiederum beginnen dann die Randpartien stärker heranzuwachsen als der mittlere Abschnitt. Während nämlich der mittlere Teil sein Wachstum bald einstellt, bleibt das „Randwachstum" erhalten und dadurch wird die Schüsselform der Excrescenzen bewirkt.

6. Das Dorsalmeristem, das die Bildung der Höcker veranlaßt, bleibt aber dauernd in den Rändern der Adventivblättchen erhalten, solange bis es durch das Streckungswachstum abgelöst wird.

7. Bei *A. scherzerianum* var. ist also der merkwürdige Fall verwirklicht, daß an einem Blatt zweierlei Randbildungen angetroffen werden können: nämlich einerseits die normale mit Hilfe zweischneidiger subepidermaler Initialen an den Rändern des Tragblattes, und anderer-

seits das Randwachstum der Adventivblättchen, das durch ein subepidermales Reihenmeristem bewerkstelligt wird.

8. Die Tatsache, daß bei fast allen Blättern der abnormen Pflanzen ein Dorsalmeristem — wenn auch in verschieden starker Ausprägung — zu verzeichnen ist, macht es wahrscheinlich, daß sämtliche Blätter (auch solche, die später keine Adventivblättchen aufweisen) im Grunde die Fähigkeit besitzen, dorsale Blattschläuche auszubilden.

9. Mit dem Beispiel von *A. scherzerianum* var. ist nun auch der eindeutige Beweis erbracht, daß ein subepidermales Meristem (sei es nun ein Dorsalmeristem oder ein Ventralmeristem) sehr wohl imstande ist, Randbildungen hervorzubringen.

10. Da Adventivblättchen auf Spreiten entweder durch Gallenbildung oder durch Überernährung im Gewächshaus hervorgerufen werden können, wird vermutet, daß es sich in diesen Fällen sowohl, als auch bei echten Mutationen um eine gesteigerte Wuchsstoffproduktion der Pflanze handelt.

11. Der Wert solcher „teratologischer" Bildungen wird insoferne gewürdigt, als ihre Begründung im Bauplan der Pflanze neuerlich erwiesen wird.

Literatur.

André, M. E.: Note sur un cas particulier de tératologie végétale. Bull. Soc. bot. France **13**, 138 (1866). — Braun, A.: Über abnorme Blattbildungen von *Irina glabra* im Vergleich mit analogen Vorkommnissen bei anderen Pflanzen. Verh. der 35. Naturforscher-Verslg. Botanik. Königsberg 1861. — Costerus, J. C., and J. J. Smith: Studies in tropical teratology. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, Sér. 2; **4**, 61 (1904); **13**, 125 (1914). — Ernst, A.: On two cases of laminar enations from the surfaces of leaves. Ann. of Bot. **3**, 439 (1889). — Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Teil 1. Jena 1928. — Guéguen, M. F.: Énations hypophylles du *Colocasia esculenta* Schott. Bull. Soc. bot. France **55**, 26 (1908). — Küster, E.: Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911. — Lynch, J.: Excrescences on the leaves of *Xanthosoma appendiculatum*. Trans. Linn. Soc. London 1879. — J. of Bot. 1879, 127. — Penzig, O.: Pflanzen-Teratologie, 2. Aufl., Bd. 3. Berlin 1922. — Ross, H.: Adventivblättchen auf *Melastomaceen*-Blättern, verursacht durch parasitisch lebende Älchen. Ber. dtsch. bot. Ges. **30**, 346 (1912). Roth, J.: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen. Planta (Berl.) **37**, 299 (1949). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter. Planta (Berl.) **40**, 350 (1952). — Entwicklungsgeschichtliche und histogenetische Studien an *Sarracenia*-Schlauchblättern. Planta (Berl.) **43**, 133 (1953). — Schoute, J. C.: Über Zellteilungsvorgänge im Cambium. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Sect. 2, Deel IX, No 4. Amsterdam 1902. — Schumann, K.: Einige neue Ameisenpflanzen. Jb. wiss. Bot. **19**, 357 (1888). — Solereder, H., u. F. J. Meyer: Systematische Anatomie der Monokotyledonen, H. 3. Berlin 1928. — Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 2. Berlin 1939. — Troll, W., u. H. Weber: Morphologie einschließlich Anatomie. In Fortschritte der Botanik, Bd. 13. Berlin 1951.

Dr. Ingrid Roth und Dr. Gertrud Fast, Botanisches Institut der Universität, München.

Planta, Bd. 44, S. 562—606 (1954).

Aus dem Staatsinstitut für Allgemeine Botanik Hamburg.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE NATUR DER WINKLERSCHEN BURDONEN AUF GRUND NEUEN EXPERIMENTELLEN MATERIALS.

Von

FRANZ BRABEC.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Juli 1954.)

Einleitung.

Die cytologische Bearbeitung der WINKLERschen *Solanum*-Burdonen (BRABEC 1949) hat keine zuverlässigen Beweise für den Bastardcharakter dieser Gewächse ergeben. Die morphologischen Merkmale konnten zunächst teils als intermediär zwischen den Ausgangsformen Tomate und Nachtschatten, teils als den Burdonen eigentümliche Bildungen angesehen werden (WINKLER 1934, 1938; BRABEC 1949). Eine vergleichend anatomische Untersuchung, die weiteren Aufschluß über das Verhältnis der Burdonenmerkmale zu den Merkmalen der Ausgangsformen hätte gewähren können, sind nicht mehr durchgeführt worden. Bis auf eine schwache cuticuläre Streifung auf den Früchten der Diektochimäre mit Burdonenektosoma und des Burdo X, die von WINKLER als Nachtschattenmerkmal gedeutet wurde, fehlten eindeutige Nachtschattenmerkmale völlig. Die hervorstechendsten cytologischen Merkmale waren 1. die Variabilität der somatischen Chromosomenzahlen, 2. die starken meiotischen Störungen. Die letzteren konnten zwar in dem Bastardcharakter der Pflanzen ihre Erklärung haben, ließen aber auch andere Deutungen zu. Bei Polyploiden und Aneuploiden sind ähnliche Störungen zu beobachten, und auch anomale physiologische Bedingungen, insbesondere Temperaturschocks (TISCHLER 1951, S. 524 ff., dort weitere Literatur; ferner BAJER 1952) können bei Pflanzen mit sonst normaler Meiosis derartige Erscheinungen hervorbringen. Aus der Zusammensetzung des Genoms konnten keine Hinweise auf seine Beschaffenheit gewonnen werden, da die Chromosomen der beteiligten Ausgangsformen in den untersuchten Mitose- und Meiosestadien keine faßbaren Unterschiede zeigten. Die Variabilität der somatischen Chromosomenzahlen war vollends eine Erscheinung, die aus der angenommenen Bastardnatur heraus allein nicht zu erklären war.

Letzten Endes war also nicht nur der Bastardcharakter der Burdonen nicht bewiesen worden, sondern es war zu dieser weiterhin offenen Frage

eine Reihe neuer Probleme hinzugekommen. Durch die Vernichtung des WINKLERschen Materials wurden weitere Untersuchungen, zumindest am lebenden Objekt, unmöglich gemacht.

Wegen der grundsätzlichen Bedeutung der Fragestellung, ob es möglich ist, durch Pfropfung eine „Somatozygote" im Sinne WINKLERs zu erhalten, war es erwünscht, gleiches oder ähnliches Material erneut in die Hand zu bekommen, um die Untersuchungen daran wiederaufnehmen und seine weitere Entwicklung beobachten zu können. Obgleich die Erfahrungen WINKLERs gegenüber einem solchen Versuch abschreckend wirken mußten, wurde im Jahre 1947 damit begonnen. Nachdem zunächst eine Reihe der bekannten Chimärentypen gewonnen worden war, entstand im Jahre 1951 ein Sproß, dessen Ähnlichkeit mit den WINKLERschen Burdonen ihn als besonders interessant erscheinen ließ. Er wurde unter der Bezeichnung „Chimäre 51" vermehrt. Im folgenden soll über vergleichende Untersuchungen in morphologischer, anatomischer und cytologischer Hinsicht an Chimäre 51, dem WINKLERschen Burdo sowie den Ausgangsformen berichtet werden.

Untersuchungsmaterial.

Das als Chimäre 51 bezeichnete Pflanzenmaterial wurde nach der WINKLERschen Methode durch Zusammenpfropfen von Tomate und Nachtschatten gewonnen.

Als Ausgangsmaterial wurde einmal die gleiche *Solanum nigrum*-Linie B benutzt, die bereits WINKLER für seine Pfropfversuche verwandt hatte, und die nach Kriegsende am Hamburger Institut noch vorgefunden wurde. Als Tomatenteil wurde nicht wie bei den WINKLERschen Versuchen eine Kulturtomate, sondern ein Stamm von *Lycopersicum pimpinellifolium* MILL. benutzt[1]. Die Pfropfung wurde als Keilpfropfung durchgeführt, wobei einmal die Tomate, einmal der Nachtschatten als Unterlage diente. Nach der Verwachsung der Pfropfpartner wurde durch die Verwachsungsstelle dekapitiert und die Regeneration aus der Wundfläche durch ständiges Entfernen der Blattachseltriebe angeregt. Die Regeneration war entschieden lebhafter, wenn der Nachtschatten als Unterlage diente, als bei der reziproken Pfropfung. In dieser Weise konnten wegen der äußerst beschränkten Gewächshausverhältnisse in jedem Jahr nur etwa 50—80 Pfropfungen durchgeführt werden. Von den entstehenden Regenerationssprossen wurden die artreinen entfernt, um die abweichenden in der Entwicklung zu fördern und die Regeneration neu anzuregen. Es wurden zunächst Chimären vom Typus *Solanum proteus*, *S. Koelreuterianum* und *S. Gaertnerianum* gewonnen. Von diesen ist die *proteus*-artige in diesem

[1] Herrn Dr. HACKBARTH vom Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung Scharnhorst sei an dieser Stelle gedankt für die Überlassung von Saatgut.

Zusammenhang von Interesse, weil es sich herausstellte, daß ihre beiden Ektosomaschichten tetraploid sind. Häufig an ihr auftretende Rückschläge zur ektosomatischen Komponente — *Lycopersicum pimpinellifolium* — waren daher ebenfalls tetraploid und lieferten, soweit Fruchtansatz vorhanden war, tetraploide Samen. Auf dem Wege über diese *proteus*-Chimären mit tetraploidem Ektosoma wurde der tetraploide *pimpinellifolium*-Stamm gewonnen, der zu den Vergleichsuntersuchungen mit herangezogen wurde.

Die Stecklingsvermehrung der Chimäre 51 bereitet während der warmen Jahreszeit keine allzu großen Schwierigkeiten. Jedoch ist das Bewurzelungsvermögen entschieden schlechter als bei allen Ausgangsformen, einschließlich des tetraploiden *L. pimpinellifolium* und der Chimären. Die inzwischen gesammelten Erfahrungen haben ergeben, daß vor allem eine hohe Bodentemperatur im Stecklingskasten erforderlich ist. Bei einer Bodentemperatur um 28° C gelingt die Bewurzelung leicht. Bei Bodentemperaturen unter 20° C ist die Bewurzelung auch in den Sommermonaten schlecht. Versuche mit Heteroauxin haben ergeben, daß durch Einstellen der frischen Stecklinge für 48 Std in Heteroauxinlösungen von 25 und 50 mg/l die Bewurzelung erheblich gefördert werden kann, wobei 50 mg/l die besseren Ergebnisse brachte (95% Bewurzelung). Höhere und schwächere Konzentrationen sind weniger wirksam. In den insbesondere in Hamburg lichtarmen Wintermonaten hat sich überdies eine zusätzliche Belichtung der Stecklinge sehr bewährt. Im Abstand von 1 m wurden sie mit einer Philips HO 2000 Quecksilberdampflampe von 6—19 Uhr zusätzlich belichtet. Durch einen Dämmerungsschalter wurde bei genügend hoher Außenlichtmenge die zusätzliche Beleuchtung aus-, bei Abfall unter ein eingestelltes Lichtminimum automatisch wieder eingeschaltet.

Auch für die weitere Aufzucht der bewurzelten Stecklinge hat sich die Zusatzbeleuchtung als zweckmäßig erwiesen. Im Winter 1952/53 war es nur der unter recht verzweifelten Umständen eingesetzten Beleuchtung zuzuschreiben, daß der damals vorhandene geringe und schlechtwüchsige Bestand vor Verlust bewahrt werden konnte.

An lebendem Material standen also zum Vergleich zur Verfügung: *Solanum nigrum*, Linie B (*S. n.*), *Lycopersicum pimpinellifolium* diploid (*L. p.* II), *L. pimpinellifolium* tetraploid (*L. p.* IV) und Chimäre 51 (Ch. 51). Hinzukam Herbar- und Alkoholmaterial von WINKLERs Burdo X (B. X), das in ausreichendem Maße vorgefunden wurde. Für die Untersuchung einiger besonderer Fragen war auch noch etwas Alkoholmaterial von WINKLERs Monektoburdo X und Diektoburdo X, die als die Entwicklungsstufen zum Vollburdo anzusehen sind, vorhanden. Als Vergleichsmaterial zu dem Burdo X wäre natürlich seine Tomatenausgangsform „König Humbert, gelbfrüchtig" erwünscht gewesen. In Ermangelung dieser wurden „König Humbert, rotfrüchtig", sowie bei einigen Fragen auch andere Kulturtomatensorten herangezogen. Der Vergleich darf in den meisten Fällen als ausreichend angesehen werden, da es sich zur Hauptsache um die Frage der Übereinstimmung oder Nichtübereinstimmung der einzelnen untersuchten Merkmale mit *Solanum nigrum* handelt.

Ergebnisse.

a) Morphologie.

Zunächst mußte die behauptete Ähnlichkeit der Chimäre 51 mit den WINKLERschen Burdonen geprüft und eine Einordnung diesen sowie den Ausgangsformen gegenüber versucht werden. Der morphologische Vergleich mit WINKLERs Burdonen war, von Herbar- und Alkoholmaterial abgesehen, nur mehr nach Photographien möglich. Es sei daran erinnert, daß WINKLERs Material im Laufe der Jahre in zwei morphologisch und cytologisch unterscheidbare Typen aufgespalten war (BRABEC 1949, Abb. 1). Die als Typ I bezeichnete 52 chromosomige Pflanzengruppe zeigte nur eine geringe Gliederung der Blätter (höchstens zwei Fiederblattpaare, davon eins vielfach viel kleiner, kaum interponierte Fiederblättchen). Die Fiederblättchen waren breit-eiförmig, ganzrandig, allenfalls wenig ausgebuchtet und zeigten starke Spreitenwölbung, wobei die Blattflächenabschnitte zwischen den Blattadern noch wieder blasig aufgetrieben waren, so daß das ganze Blatt außerordentlich kraus wirkte. Die starke epinastische Krümmung der älteren Blätter war eine weitere Eigentümlichkeit dieser Pflanzengruppe (1949, Abb. 1b). Die Pflanzen der als Typ II bezeichneten 42chromosomigen Gruppe hatten bei weitem tomatenähnlichere Blätter. Die Blätter hatten durchschnittlich 3, zuweilen mehr Fiederpaare, dazu interponierte kleinere Fiederblättchen, sie waren mehr oder minder spitz herzförmig und hatten grob gezähnte Ränder, die meist mehr oder minder stark nach oben eingerollt waren. Die Blattfläche war ebenfalls meist kraus (1949, Abb. 1a). Ältere Blätter waren wohl oft stark zurückgebogen, wie es bei Tomaten zu beobachten ist, niemals aber derart verkrümmt, wie es dem Typ I eigentümlich war. Der Habitus und die Blattgestalt des Typs II entsprachen dem, was WINKLER in seiner Veröffentlichung (1938) als Charakteristica seiner Pflanzen bezeichnet hatte. Diese Merkmale können auch heute noch an dem Herbar- und Alkoholmaterial, das in den Jahren 1936 und 1937 eingelegt wurde, erkannt werden. Der Typ I ist

Abb. 1. Chimäre 51. Habitus. Etwa $^1/_2$ nat. Größe.

zweifellos später abgespalten worden. Am lebenden Material wurde er im Jahre 1939 zuerst wahrgenommen. An einem Herbarblatt aus dem

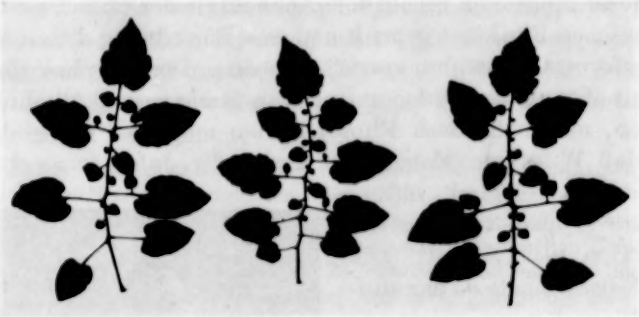


Abb. 2a.

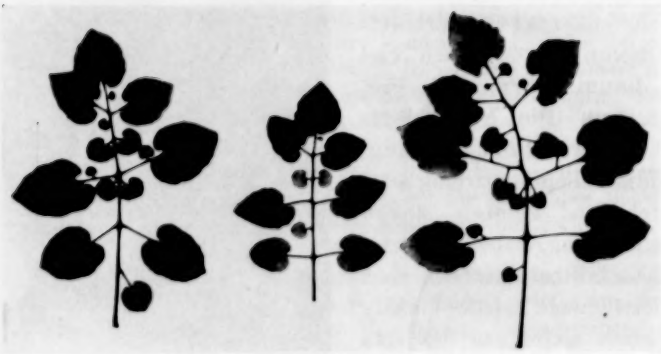


Abb. 2b.

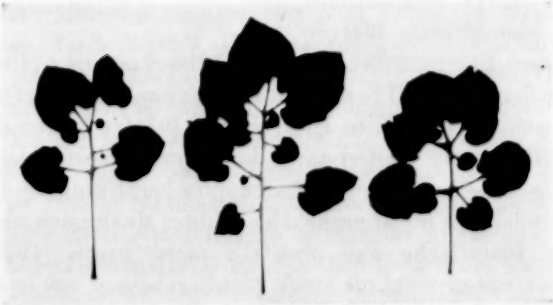


Abb. 2c.

Jahre 1937 läßt sich zwar seine vermutliche Entstehungsweise bereits ablesen, ist aber seinerzeit der Beobachtung entgangen. Eine Abbildung aus dem Jahre 1949 (Abb. 1f) veranschaulicht am lebenden Material den vermutlichen Übergang von Typ II in Typ I. Eine sichere Identifizierung

des morphologisch veränderten Triebes war jedoch leider nicht mehr möglich.

Die Chimäre 51 ist ihrer Blattgestalt nach etwa zwischen diese beiden Typen einzuordnen (Abb. 1—3c). Es können 2—3 Fiederblattpaare vorhanden sein, mit häufig unregelmäßiger Stellung. Wenige interponierte Blättchen stehen unregelmäßig teils an der Blattspindel,

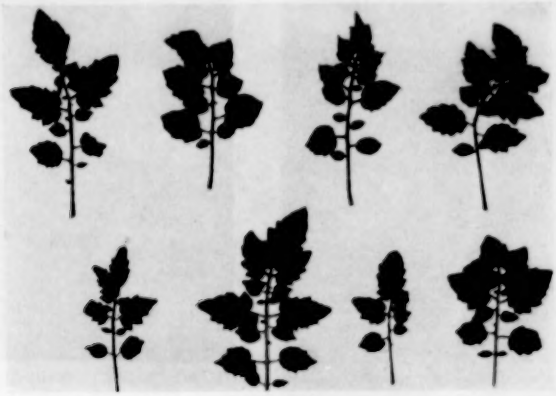


Abb. 2d.

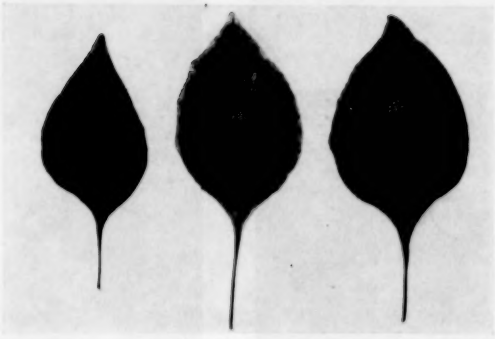


Abb. 2e.

Abb. 2a—e. Blätter von a) *L. p.* II, b) *L. p.* IV, c) Ch. 51, d) B. X, e) *S. n.* Alle etwa $^1/_3$ nat. Größe.

teils an den Fiederblattstielen. Die Fiederblätter sind mehr oder minder regelmäßig herzförmig, mit oder ohne deutlich ausgeprägter Spitze. Ihr Umriß ist nahezu ganzrandig, mit geringer unregelmäßiger Wellung bis stärkerer Buchtung. Verwachsungen einzelner Teile des Blattes, vor allem im Bereich der Spitze und des ersten Fiederblattpaares, sind häufig. Die Oberfläche kann teils glatt, teils kraus sein. Spreitenwölbung oder Einrollung des Blattrandes sind häufige Erscheinungen (Abb. 3c). Das Blatt als ganzes ist aber meist, von der Spreitenwölbung abgesehen, einigermaßen flach ausgebreitet, höchstens die Spitzenteile

können etwas nach unten eingekrümmt sein. Alle genannten Erscheinungen variieren außerordentlich, so daß praktisch jedes Blatt eine

a b c d

Abb. 3a—d. Aufsicht auf die Sproßgipfel von a) *L. p.* II, b) *L. p.* IV, c) Ch. 51, d) *S. n.* Etwa 1/2 nat. Größe.

andere Gestalt hat. Die Tomatenähnlichkeit in der äußeren Blattgestalt ist insgesamt geringer als beim Burdotyp II. Die Blattgestalt nähert sich stark der des Burdotyp I; es fehlen jedoch im allgemeinen die

starken Verkrümmungen, die diesem eigentümlich waren. Vereinzelt kommen immerhin auch hier Blätter mit starker epinastischer Verkrümmung vor.

Der Habitus der WINKLERschen Burdonentypen und der Chimäre 51 ist durchaus ähnlich. Der aufrechte Wuchs mit gestreckten Internodien und relativ schwacher Verzweigung ist ihnen gemeinsam (Abb. 1, 4). Die Verzweigung war am schwächsten bei WINKLERS Typ I, bei Typ II 2—3mal so stark. Wie sich die Verzweigungshäufigkeit der Chimäre 51 zu der der WINKLERschen Typen verhält, läßt sich heute leider nicht mehr feststellen, doch mag sie ungefähr der des Typs II entsprechen. In einer kleinen orientierenden Untersuchung wurden je 4 Pflanzen der Chimäre 51 und Stecklingspflanzen von *L. p.* IV hinsichtlich der Verzweigung miteinander verglichen. Dabei wurde einmal die Anzahl der Seitentriebe und der erkennbaren Achselknospen, zum zweiten die Anzahl der tatsächlich ausgetriebenen Sprosse im Verhältnis zur Zahl der Internodien festgestellt. Es ergab sich, daß mit einem Durchschnittswert von 0,26 für *L. p.* IV und 0,29 für Chimäre 51 die Zahl der angelegten Seitentriebe bei beiden Pflanzengruppen ungefähr gleich groß ist, nämlich 1 Seitentrieb auf je 3—4 Internodien. Der etwas größere Wert von Ch. 51 würde auf eine sogar etwas größere Verzweigungstendenz hindeuten, jedoch muß das an umfangreicherem Material nachgeprüft werden. Rechnet man nur die tatsächlich ausgewachsenen Triebe mit je mindestens 2—3 Internodien, so sind die Vergleichszahlen 0,09 für Ch. 51 und 0,14 für *L. p.* IV. Das bedeutet, daß bei Ch. 51 nur etwa jedes 11. Internodium einen auswachsenden Seitentrieb hervorbringt, bei *L. p.* IV dagegen bereits jedes 7. Die Verzweigung beträgt bei Ch. 51 also nur etwas mehr als die Hälfte von der bei *L. p.* IV. Vielfach wachsen die Seitentriebe von Ch. 51 fast parallel neben dem Haupttrieb in die Höhe, wodurch eine Art von Pyramidenwüchsigkeit entsteht, wie sie auch den WINKLERschen Pflanzen eigen war. Eine weitere Eigentümlichkeit der WINKLERschen Pflanzen, die sog. „Schein-

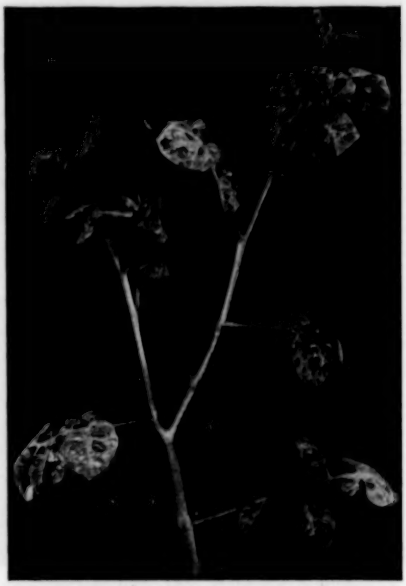


Abb. 4. Chimäre 51, Scheindichotomie am Tragblatt des linken Sprosses zeigend. Etwa $^1/_4$ nat. Größe.

dichotomie" wurde ebenfalls bei Ch. 51 wiedergefunden (Abb. 4). Sie äußert sich darin, daß das Tragblatt mit dem Achselsproß in die Höhe wächst, und ist bei der Ch. 51 recht häufig. WINKLERs Angabe, daß die Erscheinung beim Nachtschatten und der Tomate niemals vorkäme, ist als nicht zutreffend befunden worden. Bei beiden Pflanzenarten wurde sie mehrmals, wenn auch nicht gerade häufig gefunden. Die „Scheindichotomie" ist also nichts den experimentell hergestellten Formen allein Eigentümliches, sondern steckt ebenfalls in den Genomen der Ausgangspflanzen.

Abb. 5. Chimäre 51, Blütentraube. 1/2 nat. Größe.

Blüte (Abb. 5, 6) und Frucht sind wie bei den WINKLERschen Pflanzen tomatenartig. Wir werden später noch darauf zurückkommen. Die Ch. 51 unterscheidet sich von dem WINKLERschen Material in der Bewurzelungsfähigkeit. Nach WINKLERs Angaben war im Anfang fast gar keine Bewurzelung bei Stecklingen zu erzielen. Eigene in den Jahren 1939 und 1940 durchgeführte Versuche hatten eine einigermaßen befriedigende Bewurzelungsfähigkeit jedenfalls bei Typ II ergeben, so daß es immerhin möglich war, in einigem Umfang Stecklingspflanzen in Kultur zu halten. Diese übertrafen an Wüchsigkeit eindeutig die Pfropfkulturen auf *Solanum nigrum*-Unterlage. Die später in den Kriegsjahren von WINKLER auf *Solanum aviculare* und *Cyphomandra betacea* gezogenen Pfropfkulturen sollen sich besser bewährt haben, sie sind mir aber aus eigener Anschauung nicht bekannt. Die Brauchbarkeit von *Cyphomandra betacea* als Pfropfunterlage wurde jedoch während des Sommers 1953 bestätigt gefunden, da gut gelungene Pfropfverbindungen der Ch. 51 mit dieser Unterlage bei sonst gleichen Kulturbedingungen anfangs eine gleiche gute Wüchsigkeit zeigten wie die Stecklingskulturen. Auf die Dauer erwiesen sich die Pfropfungen jedoch den Stecklingskulturen unterlegen. Die Stecklingsvermehrung gelingt bei der Ch. 51 ohne Schwierigkeiten, sofern man für optimale Bedingungen sorgt. Näheres darüber wurde bereits oben ausgeführt. Mit dem Vorstehenden dürfte ausreichend belegt sein, daß in der Chimäre 51 tatsächlich ein den WINKLERschen Pflanzen vergleichbares Material vorliegt.

Ein Vergleich mit den Ausgangsformen soll nun zeigen, wieweit Ähnlichkeit bzw. Verschiedenheit ihnen gegenüber besteht. Das tetraploide *Lycopersicum pimpinellifolium* wurde zum Vergleich herangezogen, weil orientierende cytologische Untersuchungen ergeben hatten, daß mit Chromosomenzahlen von annähernd der tetraploiden Größenordnung, zum Teil auch höheren, zu rechnen sei. Ein Vergleich der Wuchsformen der vier Pflanzentypen zeigt, daß Ch. 51 darin dem Nachtschatten am ähnlichsten ist, mit gestreckten, ziemlich langen Internodien. Jedoch ist unverkennbar, daß beim Übergang von der

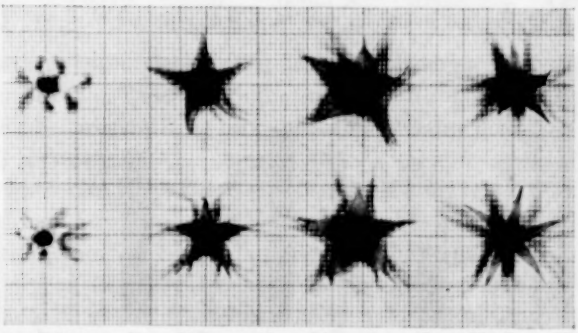


Abb. 6. Einzelblüten. Von links nach rechts: *S. n.*, *L. p.* II, *L. p.* IV, Ch. 51.

diploiden zur tetraploiden Tomatenform eine Streckung und Verlängerung der Internodien zu beobachten ist (WINKLER, 1916). Der Habitus der Ch. 51 kann als Fortsetzung dieser Gestaltungstendenz angesehen werden. Der bei *L. p.* IV und Ch. 51 gleichermaßen in der Gipfelregion leicht geknickte Stengel kann als Ausdruck der Verwandtschaft zwischen beiden Formen angesehen werden. Ein Blick von oben auf die Sproßgipfel der vier Pflanzen zeigt, daß die Blätter der Ch. 51 ihrem Aufbau nach durchaus Tomatenblätter sind (Abb. 3). Ihre Besonderheit kommt lediglich in der Unregelmäßigkeit der Gliederung sowie den anomalen Verkrümmungen und Aufwölbungen der Spreite zum Ausdruck. Auch hier kann vielleicht von einer Art Sukzessionsreihe gesprochen werden, denn man erkennt beim Übergang von der diploiden zur tetraploiden Form und schließlich zur Ch. 51 eine fortschreitende Tendenz zur Verbreiterung und Abrundung der Fiederblättchen und zur Unterdrückung der Randzähnelung (Abb. 2). Auch erkennt man bei der tetraploiden Form an manchen Stellen blasige Auftreibungen der Lamina, wie sie bei der Ch. 51 in meist noch stärkerem Ausmaß zu finden ist.

Ein Vergleich zwischen den Blüten der vier verschiedenen Formen wurde in folgender Weise durchgeführt. Es wurden bei je 20 Blüten Länge der Kronblätter, Breite der Kronblätter, Länge der Staubblätter, Griffellänge und Länge der Kelchzipfel gemessen. In diese Untersuchung

wurde auch Burdonenmaterial aus Alkohol mit einbezogen. Die Länge der Kronzipfel wurde von der Spitze bis zur Verbindungslinie zwischen den Kronzipfelbuchten, ihre Breite an der breitesten Stelle zwischen den Buchten, die Länge der Staubblätter vom unteren Rand der Antheren bis zur Spitze gemessen. Die Griffellänge versteht sich von selbst. Die Länge der Kelchzipfel wurde wieder von der Spitze bis zur Verbindungslinie der Kelchbuchten gemessen. Bei der Beurteilung der Ergebnisse müßte eigentlich im Falle des Burdo X ein gewisses Maß an Schrumpfung durch die lange Lagerung im Alkohol in Rechnung gestellt werden. Es wird sich jedoch zeigen, daß eine Berücksichtigung dieses Umstandes

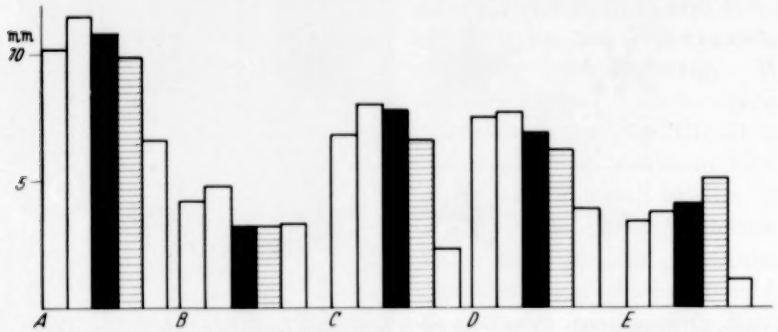


Abb. 7. Diagramm der blütenmorphologischen Messungen. In jeder Säulengruppe von links nach rechts: *L. p.* II, *L. p.* IV, Ch. 51, B. X, *S. n. A* Kronzipfellänge, *B* Kronzipfelbreite, *C* Staubblattlänge, *D* Griffellänge, *E* Kelchzipfellänge.

nicht erforderlich ist, da die Charakteristica in den Unterschieden auch so bereits deutlich genug in Erscheinung treten. Schon ein einfacher Vergleich der frischen Blüten (Abb. 6) zeigt, daß die Blüte von Ch. 51 eine Tomatenblüte ist und keine Ähnlichkeit mit der Nachtschattenblüte hat.

Das Ergebnis der Messungen ist aus dem Diagramm abzulesen (Abb. 7). Es wurden jeweils die Mittelwerte der einzelnen Messungsreihen eingetragen. In allen untersuchten Merkmalen, mit Ausnahme der Kronzipfelbreite, hat der Unterschied zwischen Ch. 51 bzw. Burdo X und *Solanum nigrum* ähnliches Ausmaß wie zwischen den beiden Tomatenformen und *S. nigrum*. Der Vergleich zwischen Burdo X und den hier genannten beiden Tomatenformen ist eigentlich nicht ganz zulässig. Da es jedoch weniger darauf ankommt, die Übereinstimmung mit den Tomaten als vielmehr die Nichtübereinstimmung mit dem Nachtschatten, sowie die Ähnlichkeit mit Ch. 51 aufzuzeigen, kann dieser Mangel wohl in Kauf genommen werden. Bei der Kronzipfellänge steht Ch. 51 zwischen den beiden Tomatenformen, Burdo X etwas unter der diploiden. Bei der Staubblattlänge sind die Verhältnisse ähnlich. Die Griffellänge ist bei beiden experimentellen (kurz statt experimentell hergestellten) Formen merklich kleiner als bei den Tomaten,

wobei der Burdo X noch etwas hinter Ch. 51 zurücksteht. Jedoch ist der Abstand gegen den Nachtschatten noch deutlich genug, um als klarer Unterschied angesehen zu werden. Bei der Kelchzipfellänge sind die Unterschiede aller tomatenartigen Formen vom Nachtschatten völlig eindeutig. Lediglich in der Kronzipfelbreite stimmen die beiden experimentellen Formen fast genau mit dem Nachtschatten überein. Jedoch muß dieses Merkmal wohl mit der Kronzipfellänge im Zusammenhang gesehen werden. Vergleicht man die Breitenindices I der 5 Pflanzengruppen, so sind die Unterschiede völlig eindeutig:

L. p. II	*L. p.* IV	Ch. 51	Burdo X	*S. n.*	$I = \left(\frac{\text{Breite} \times 100}{\text{Länge}}\right)$
$41 \pm 0{,}1$	$42 \pm 0{,}2$	$30 \pm 0{,}2$	$31 \pm 0{,}4$	$50 \pm 0{,}1$	

Es besteht absolut keine Ähnlichkeit mit dem Nachtschatten, und auch gegenüber den Tomatenformen nehmen die beiden experimentellen Formen eine Sonderstellung ein, wobei wiederum ihre Ähnlichkeit eindrucksvoll hervortritt.

Die Früchte der Ch. 51 und des Burdo X sind ihrer Form und Farbe nach durchaus Tomatenfrüchte. Der Fruchtansatz ist bei Ch. 51 bedeutend reichlicher als bei B. X. Im Sommer 1953 wurden von etwa 60 Pflanzen von Ch. 51 insgesamt 32 Früchte gewonnen, von B. X in der ganzen Zeit seines Bestehens kein halbes Dutzend. Eine genaue Angabe darüber ist leider nicht mehr möglich. In den Jahren 1938—1940 habe ich selber nur 2 Früchte gesehen. Dabei bestand die WINKLERsche Kultur in den Sommermonaten immer aus etwa 100—120 Pflanzen. Während die Mehrzahl der Früchte von Ch. 51 rund war wie bei der Tomate, von der sie abstammt, gab es einmal eine birnförmige Frucht. Diese war überdies mit 1545 mg die bisher schwerste Frucht. Auch die Früchte des Burdo X waren rund. Bei beiden ist die Fruchtfarbe rot. Die Ch. 51 stimmt darin mit ihrer Tomatenausgangsform überein. Über die Besonderheiten der Farbbildung beim Burdo X vgl. WINKLER 1938, S. 688 ff.

Ein Vergleich der Fruchtgewichte von *L. p.* II, Ch. 51 und *S. n.* ergibt folgendes Bild:

L. p. II	Ch. 51	*S. n.*
$M = 985 \pm 29$ mg	$M = 866 \pm 40$ mg	$M = 370 \pm 10$ mg

Die Differenz $D = 119$ zwischen *L. p.* II und Ch. 51 ist mit $D/m_D = 2{,}4$ nicht völlig gesichert, während über den Unterschied zwischen Ch. 51 und *S. n.* mit $D = 496$ und $D/m_D = 12{,}1$ kein Zweifel besteht.

b) Anatomie.

Die bisher durchgeführten vergleichend-anatomischen Untersuchungen umfassen Messungen der Zellgrößen der oberen Blattepidermis, Untersuchungen der Haarformen und Messungen daran und Spalt-

öffnungsgrößenmessungen. Endlich wurden Untersuchungen an der Epidermis der Fruchtwand vorgenommen.

Bei der Auswahl der Blätter für die anatomischen Messungen stellte es sich heraus, daß berücksichtigt werden mußte, daß die Zellgröße im Verlauf der Ontogenese der Pflanze abnimmt (vgl. ULLRICH 1953). Im Falle von Ch. 51 und B. X handelt es sich um Material, das durch Stecklinge bzw. durch Pfropfung vermehrt wird und seiner ontogenetischen Entwicklungsphase nach stets blühreif ist. Zum Vergleich der Zellgrößen müssen daher Blätter von blühreifen Trieben herangezogen werden. Ein Vergleich mit Blättern aus der noch nicht blühreifen unteren Stengelregion, deren Zellen größer sind als die von Blättern aus der Blühregion, würde ein falsches Bild ergeben.

Die Messung der Epidermiszellgrößen wurde folgendermaßen durchgeführt: Bei den gefiederten Blattformen wurden von 5—6 Blättern verschiedener Pflanzen jeweils das Spitzenfiederblättchen und je ein Blättchen der folgenden beiden Fiederblattpaare zur Messung benutzt. Von jedem einzelnen Fiederblättchen wurden an abgezogenen Epidermisstreifen teils 10, teils 20 Epidermiszellen jeweils von der Basis des Blättchens, aus der Mitte und von der Spitze gemessen. Es stellte sich nämlich heraus, daß zwischen den Zellgrößen an der Blattbasis und aus der Mitte der Lamina keine bemerkenswerten Unterschiede zu beobachten waren; hingegen waren die Zellen der Blattspitze deutlich größer (MAYER-ALBERTI 1924). Bei den Blättern von *Solanum nigrum* wurde so verfahren, daß aus einem basalen Streifen zwischen den beiden hintersten Blattrippen je 20 Zellen nahe der Blattrippe, in der Mitte zwischen Mittelrippe und Blattrand und nahe dem Blattrand gemessen wurden. Ebenso wurde mit einem Epidermisstreifen zwischen den mittleren Blattrippen und einem Streifen aus der Spitze verfahren. Die Präparate mit den Epidermisstreifen wurden in ein vertikal mit dem Tubus nach unten montierten Zeiss-Mikroluminar eingespannt und mittels einer Zeiss-Niedervoltlampe auf die Zeichenebene projiziert. Als Optik wurden ein Zeiss-Apochromat 20× und ein Komp.-Okular 20× benutzt. Die auf die Zeichenfläche projizierten Epidermiszellen wurden gezeichnet und mit einem Polar-Planimeter ausgemessen. Aus Kontrollgründen wurde jede Zelle zweimal gemessen und zur Auswertung das Mittel aus beiden Messungen genommen. Für die Messung wurden nur Zellen berücksichtigt, die nicht an Spaltöffnungen angrenzten. Wenn auch keine der untersuchten Formen ausgesprochene Spaltöffnungsnebenzellen hat, so waren vor allem bei *Solanum nigrum* viele der unmittelbar an eine Spaltöffnung angrenzenden Zellen extrem klein, andere hingegen von ähnlicher Größe wie die übrigen Epidermiszellen (Abb. 9f.). Daher waren bei den zu vergleichenden Formen Größenvergleiche zwischen „interstomatären" (= nicht an Spaltöffnungen angrenzenden) Epidermiszellen und Spaltöffnungsnebenzellen notwendig. Da der Vergleich mit Burdo X nur an Alkoholmaterial möglich war, mußte ferner geprüft werden, wieweit die Alkoholkonservierung von Einfluß auf die Zellgröße, zumindest auf die Flächenausdehnung der Zellaußenwand, ist. Zu diesem Zweck wurden von einem Blatt von *L. p.* IV das Spitzenfiederblatt und je ein Blatt der folgenden beiden Fiederblattpaare entnommen und zunächst Messungen an der frischen Epidermis in der oben beschriebenen Weise auf einer Seite der Mittelrippe durchgeführt. Dann wurden die Blättchen in Alkohol gelegt und nach 1 Woche die entsprechenden Messungen auf der anderen Seite der Mittelrippe vorgenommen. Der Unterschied der Mittelwerte beider Messungsreihen war mit $D = 12 \pm 5{,}6$ statistisch nicht gesichert. Überdies war der Mittelwert der Alkoholreihe der höhere Wert. Eine etwaige durch die Alkoholkonservierung bedingte Veränderung der Zellgröße kann also bei den vorgefundenen Variationsgrößen als belanglos angesehen werden. Es ist daher zulässig, für die Beurteilung der hier zu untersuchenden Merkmale die

von Alkoholmaterial gewonnenen Messungsergebnisse direkt mit den von frischem Material gewonnenen zu vergleichen.

Für die Haarlängenmessungen wurden in gleicher Weise Präparate von abgezogenen Epidermisstücken mit einem Okular 12× auf die Zeichenfläche projiziert; die Messungen selbst wurden mit einem Maßband ausgeführt. Die Spaltöffnungsmessungen schließlich wurden nach dem gleichen Verfahren mit einer

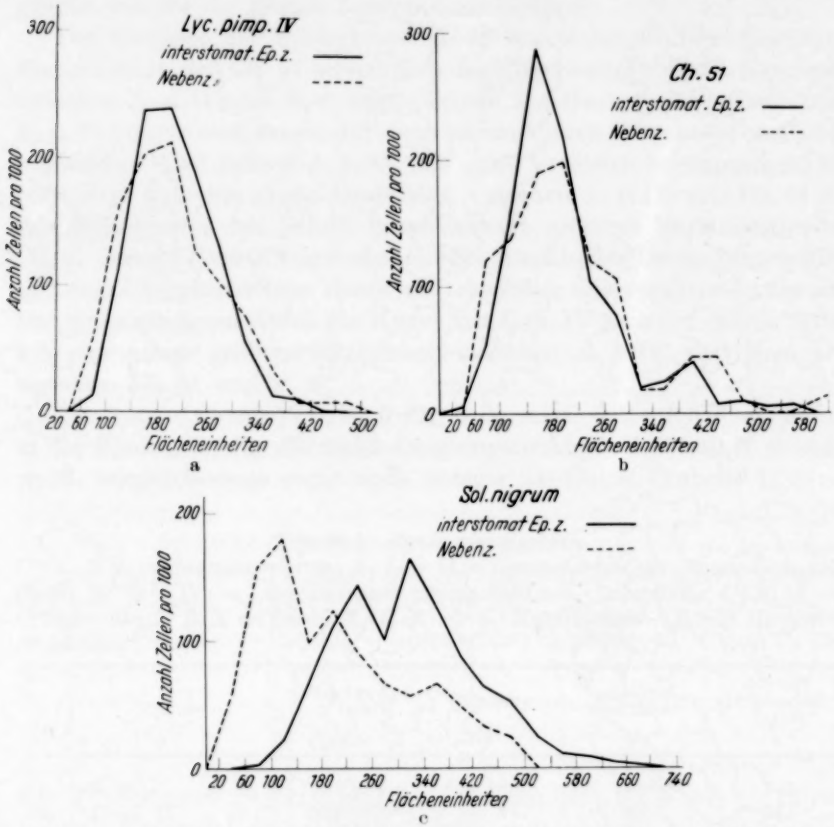


Abb. 8a—c. Vergleich zwischen interstomatären Epidermiszellen und Spaltöffnungsnebenzellen bei a) *L. p.* IV, b) Ch. 51, c) *S. n.*

Schublehre bei einer Okularvergrößerung von 20× durchgeführt. Es wurden Länge und Breite der Spaltöffnungen der Blattunterseite gemessen, dabei in ähnlicher Weise wie bei den Epidermiszellmessungen je 20 von Basis, Mitte und Spitze von je 3 Fiederblättchen eines gefiederten Blattes und die entsprechende Anzahl für die ungegliederten Nachtschattenblätter.

Der Vergleich zwischen interstomatären Epidermiszellen und Spaltöffnungsnebenzellen der einzelnen Formen ergab folgendes Bild. Die Variationskurven der Flächen beider Zellformen decken sich praktisch bei *L. p.* II, *L. p.* IV und Ch. 51 (Abb. 8a, b). Bei diesen drei Pflanzengruppen ist also ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Zell-

öffnungsgrößenmessungen. Endlich wurden Untersuchungen an der Epidermis der Fruchtwand vorgenommen.

Bei der Auswahl der Blätter für die anatomischen Messungen stellte es sich heraus, daß berücksichtigt werden mußte, daß die Zellgröße im Verlauf der Ontogenese der Pflanze abnimmt (vgl. ULLRICH 1953). Im Falle von Ch. 51 und B. X handelt es sich um Material, das durch Stecklinge bzw. durch Pfropfung vermehrt wird und seiner ontogenetischen Entwicklungsphase nach stets blühreif ist. Zum Vergleich der Zellgrößen müssen daher Blätter von blühreifen Trieben herangezogen werden. Ein Vergleich mit Blättern aus der noch nicht blühreifen unteren Stengelregion, deren Zellen größer sind als die von Blättern aus der Blühregion, würde ein falsches Bild ergeben.

Die Messung der Epidermiszellgrößen wurde folgendermaßen durchgeführt: Bei den gefiederten Blattformen wurden von 5—6 Blättern verschiedener Pflanzen jeweils das Spitzenfiederblättchen und je ein Blättchen der folgenden beiden Fiederblattpaare zur Messung benutzt. Von jedem einzelnen Fiederblättchen wurden an abgezogenen Epidermisstreifen teils 10, teils 20 Epidermiszellen jeweils von der Basis des Blättchens, aus der Mitte und von der Spitze gemessen. Es stellte sich nämlich heraus, daß zwischen den Zellgrößen an der Blattbasis und aus der Mitte der Lamina keine bemerkenswerten Unterschiede zu beobachten waren; hingegen waren die Zellen der Blattspitze deutlich größer (MAYER-ALBERTI 1924). Bei den Blättern von *Solanum nigrum* wurde so verfahren, daß aus einem basalen Streifen zwischen den beiden hintersten Blattrippen je 20 Zellen nahe der Blattrippe, in der Mitte zwischen Mittelrippe und Blattrand und nahe dem Blattrand gemessen wurden. Ebenso wurde mit einem Epidermisstreifen zwischen den mittleren Blattrippen und einem Streifen aus der Spitze verfahren. Die Präparate mit den Epidermisstreifen wurden in ein vertikal mit dem Tubus nach unten montierten Zeiss-Mikroluminar eingespannt und mittels einer Zeiss-Niedervoltlampe auf die Zeichenebene projiziert. Als Optik wurden ein Zeiss-Apochromat 20× und ein Komp.-Okular 20× benutzt. Die auf die Zeichenfläche projizierten Epidermiszellen wurden gezeichnet und mit einem Polar-Planimeter ausgemessen. Aus Kontrollgründen wurde jede Zelle zweimal gemessen und zur Auswertung das Mittel aus beiden Messungen genommen. Für die Messung wurden nur Zellen berücksichtigt, die nicht an Spaltöffnungen angrenzten. Wenn auch keine der untersuchten Formen ausgesprochene Spaltöffnungsnebenzellen hat, so waren vor allem bei *Solanum nigrum* viele der unmittelbar an eine Spaltöffnung angrenzenden Zellen extrem klein, andere hingegen von ähnlicher Größe wie die übrigen Epidermiszellen (Abb. 9f.). Daher waren bei den zu vergleichenden Formen Größenvergleiche zwischen „interstomatären" (= nicht an Spaltöffnungen angrenzenden) Epidermiszellen und Spaltöffnungsnebenzellen notwendig. Da der Vergleich mit Burdo X nur an Alkoholmaterial möglich war, mußte ferner geprüft werden, wieweit die Alkoholkonservierung von Einfluß auf die Zellgröße, zumindest auf die Flächenausdehnung der Zellaußenwand, ist. Zu diesem Zweck wurden von einem Blatt von *L. p.* IV das Spitzenfiederblatt und je ein Blatt der folgenden beiden Fiederblattpaare entnommen und zunächst Messungen an der frischen Epidermis in der oben beschriebenen Weise auf einer Seite der Mittelrippe durchgeführt. Dann wurden die Blättchen in Alkohol gelegt und nach 1 Woche die entsprechenden Messungen auf der anderen Seite der Mittelrippe vorgenommen. Der Unterschied der Mittelwerte beider Messungsreihen war mit $D = 12 \pm 5{,}6$ statistisch nicht gesichert. Überdies war der Mittelwert der Alkoholreihe der höhere Wert. Eine etwaige durch die Alkoholkonservierung bedingte Veränderung der Zellgröße kann also bei den vorgefundenen Variationsgrößen als belanglos angesehen werden. Es ist daher zulässig, für die Beurteilung der hier zu untersuchenden Merkmale die

von Alkoholmaterial gewonnenen Messungsergebnisse direkt mit den von frischem Material gewonnenen zu vergleichen.

Für die Haarlängenmessungen wurden in gleicher Weise Präparate von abgezogenen Epidermisstücken mit einem Okular 12× auf die Zeichenfläche projiziert; die Messungen selbst wurden mit einem Maßband ausgeführt. Die Spaltöffnungsmessungen schließlich wurden nach dem gleichen Verfahren mit einer

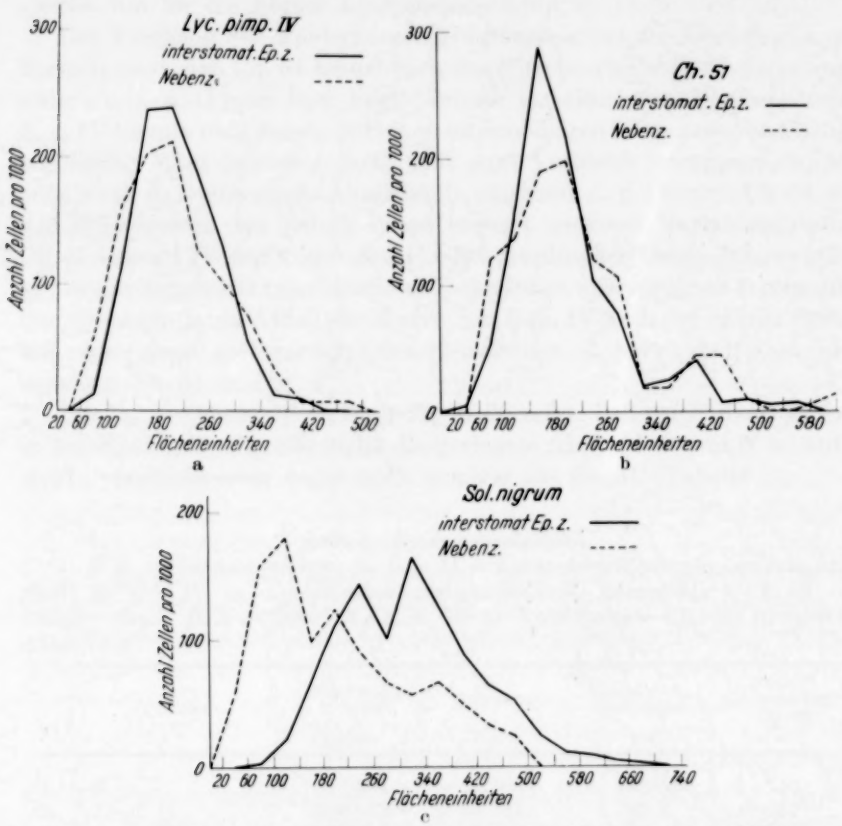


Abb. 8 a—c. Vergleich zwischen interstomatären Epidermiszellen und Spaltöffnungsnebenzellen bei a) *L. p.* IV, b) Ch. 51, c) *S. n.*

Schublehre bei einer Okularvergrößerung von 20× durchgeführt. Es wurden Länge und Breite der Spaltöffnungen der Blattunterseite gemessen, dabei in ähnlicher Weise wie bei den Epidermiszellmessungen je 20 von Basis, Mitte und Spitze von je 3 Fiederblättchen eines gefiederten Blattes und die entsprechende Anzahl für die ungegliederten Nachtschattenblätter.

Der Vergleich zwischen interstomatären Epidermiszellen und Spaltöffnungsnebenzellen der einzelnen Formen ergab folgendes Bild. Die Variationskurven der Flächen beider Zellformen decken sich praktisch bei *L. p.* II, *L. p.* IV und Ch. 51 (Abb. 8a, b). Bei diesen drei Pflanzengruppen ist also ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Zell-

formen nicht vorhanden. Bei *S. n.* hingegen decken sich die beiden Kurven nicht, ihre Maxima liegen eindeutig getrennt (Abb. 8c). Der Unterschied der Mittelwerte beider Kurven ist mit $D = 106$ und $D/m_D = 8$ gesichert. Daraus geht hervor, daß bei *S. n.* die Spaltöffnungs-

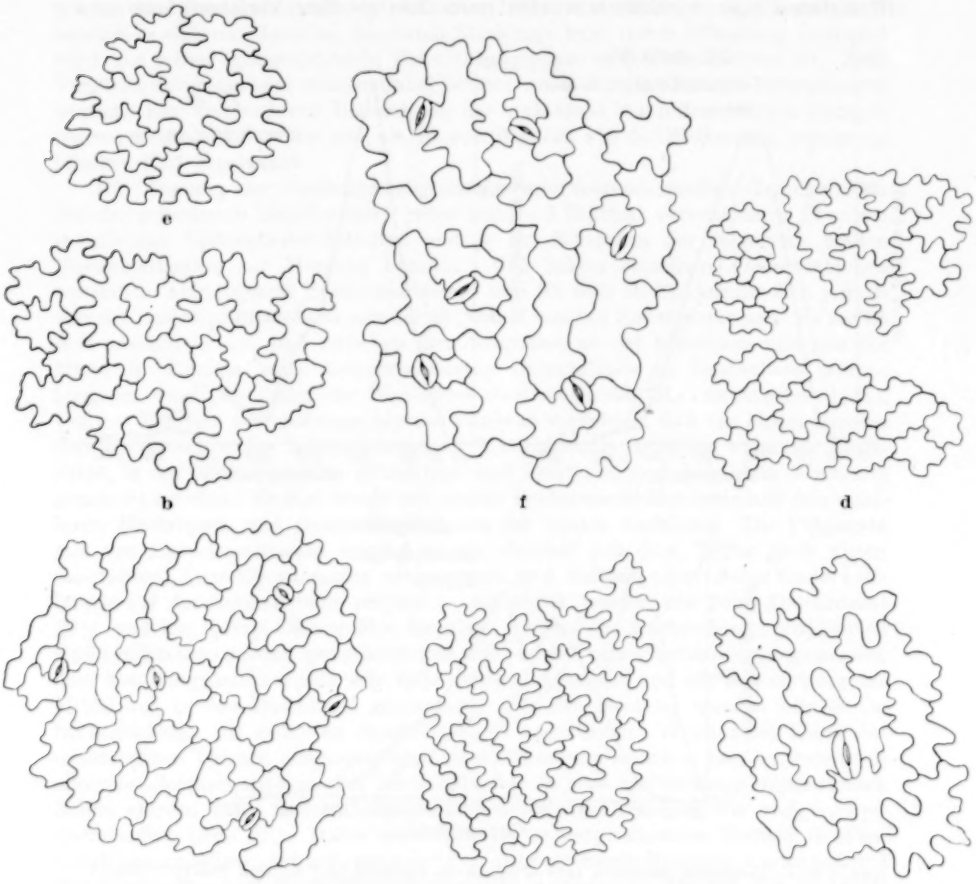


Abb. 9a—f. Epidermiszellen der Blattoberseite. a) *L. p.* II; b) *L. p.* IV; c_1), c_2) Ch. 51; d) B. X; e) K. H.; f) *S. n.* Man beachte die Variation der Spaltöffnungsnebenzellen bei f. Vergr. 200mal.

nebenzellen vorzugsweise kleine Zellen sind, wenn auch, wie aus dem Kurvenverlauf ersichtlich ist, größere Zellen durchaus ebenfalls als solche auftreten können. Bei den drei erstgenannten Formen würde die Mitbewertung der Spaltöffnungsnebenzellen keinen wesentlichen Einfluß auf die Variationskurve der Epidermiszellen haben, bei *S. n.* hingegen ganz entschieden, was um so mehr ins Gewicht fallen würde, als bei *S. n.* wegen der vergleichsweise größeren Häufigkeit von Spalt-

öffnungen in der oberen Blattepidermis (MAYER-ALBERTI) eine unverhältnismäßig hohe Zahl von kleinen Spaltöffnungsnebenzellen in die Statistik einbezogen würde. Letzten Endes hat diese Betrachtung einmal mehr einen Unterschied aufgezeigt zwischen *S. n.* einerseits und der Gruppe *Lycopersicum* und Ch. 51 andererseits. Auch für B. X gilt das gleiche wie für die übrige *Lycopersicum*-Gruppe.

Der Vergleich der Epidermiszellgrößen selbst bei den verschiedenen Formen zeigt, daß Ch. 51 hinsichtlich des Mittelwertes und der Streuung zwischen *L. p.* II und *S. n.* liegt (Tabelle 1). Ohne den Vergleich mit *L. p.* IV könnte man daraus auf einen intermediären Charakter von Ch. 51 schließen. Wird jedoch *L. p.* IV mit zum Vergleich herangezogen, so zeigt sich, daß eine große Ähnlichkeit zwischen *L. p.* IV und Ch. 51 in den Mittelwerten bei jedoch beachtenswert größerer Variabilität von Ch. 51 besteht (Werte von σ und v). Bei graphischer Darstellung ergibt sich sogar vergleichsweise durch ein schwächer ausgeprägtes Maximum und einen sanfteren Abfall der Kurve von *L. p.* IV nach der oberen Seite hin eine etwas größere Ähnlichkeit zwischen *L. p.* IV und *S. n.* als zwischen Ch. 51 und *S. n.*

Der entsprechende Vergleich für B. X zeigt, daß auch diese Form in der Epidermiszellgröße nicht die geringste Ähnlichkeit mit *S. n.* aufweist, vergleichsweise sogar noch weniger als Ch. 51 (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Epidermiszellgrößen.*

1. *S. n.* = *Solanum nigrum*; 2. *L. p.* II = *Lycopersicum pimpinellifolium*, diploid; 3. *L. p.* IV = *Lycopersicum pimpinellifolium*, tetraploid; 4. Ch. 51 = Chimäre 51; 5. B. X = Burdo X; 6. K. H. = Kulturtomate „König Humbert, rotfrüchtig".

	Pflanze	Mittelwert $M \pm m$ mm²*	Streuung σ	Variationskoeffizient v	Anzahl gemessener Zellen n
1.	*S. n.*	319 ± 4	± 106	33	740
2.	*L. p.* II	126 ± 2	± 41	33	647
3.	*L. p.* IV. . . .	209 ± 2	± 62	30	905
4.	Ch. 51.	198 ± 3	± 78	39	712
5.	B. X	90 ± 1	± 30	33	891
6.	K. H.	101 ± 1	± 28	28	953

* Die absoluten Zellgrößen können aus den Tabellenwerten durch Division durch $6{,}97 \cdot 10^5$, entsprechend dem Vergrößerungsmaßstab 835 der den Messungen zugrunde liegenden Zeichnungen, errechnet werden.

Der Unterschied zwischen 4. und 1. ist mit der Differenz $D = 121$ und $D/m_D = 24$ etwas größer als zwischen 4. und 2. mit $D = 72$ und $D/m_D = 20$. Der Unterschied zwischen 4. und 3. ist mit $D = 11$ und $D/m_D = 4{,}06$ gerade noch gesichert und unterstreicht die Ähnlichkeit der beiden Formen.

Der Unterschied zwischen 5. und 1. ist mit $D = 229$ und $D/m_D = 56$ noch weit größer als der zwischen 4. und 1. Der Unterschied zwischen 5. und 6. ist mit $D = 11$ und $D/m_D = 8$ geringer als zwischen Ch. 51 und seiner diploiden Tomatenausgangsform, jedoch muß auffallen, daß die Zellgröße bei B. X kleiner ist als bei K. H.

Die Zellgröße von B. X muß aber wohl als abnorm angesehen werden. Auf Grund der vorgefundenen Chromosomenzahlen ist im Vergleich zur Tomatenausgangsform mit einem näherungsweise triploiden bis tetraploiden Genom zu rechnen (BRABEC 1949). Polyploidie bewirkt im allgemeinen Zellvergrößerung, und solches ist auch von der Tomate bekannt (vgl. SCHWANITZ 1953). Es müßte also von den Zellen des B. X erwartet werden, daß sie die Größe ihrer Tomatenausgangsform übertreffen, in Anbetracht des behaupteten Nachtschattengenomanteils womöglich an dessen Zellgrößen heranreichen. Zumindest sollten sie nicht kleiner zu erwarten sein als die der diploiden Tomate. Gerade letzteres ist aber der Fall. Nun ist von SCHWANITZ (1953) in einer zusammenfassenden Übersicht gezeigt worden, in wie starkem Maße die Zellgröße außer ihrer Genombedingtheit vom Entwicklungszustand und von den Kulturbedingungen abhängt. Gerade in letzteren dürfte die Ursache für die auffallend geringe Zellgröße von B. X zu suchen sein. Es darf daran erinnert werden, daß die WINKLERschen Bestände fast ausschließlich Pfropfkulturen waren. Von diesen stammt auch das untersuchte Alkoholmaterial. Diese Pflanzen waren im allgemeinen sehr kleinblättrig. Es ist darauf hingewiesen worden, daß die später durchgeführten Stecklingskulturversuche wüchsigere und großblättrigere Pflanzen geliefert haben. Der WINKLERsche Burdonenbestand dürfte also in der Pfropfkombination als hungerwüchsig anzusprechen sein. Da hungerwüchsige Pflanzen erheblich kleinere Zellen zu haben pflegen, ist die geringe Epidermiszellgröße von B. X jetzt verständlich. Ein Vergleich mit den übrigen Pflanzenformen ist also hier eigentlich gar nicht möglich, da die optimale dem Genom entsprechende Zellgröße von B. X nicht bekannt ist. Vermutlich wäre der Vergleich an Hand von Material der Stecklingskulturen durchführbar gewesen. Davon ist jedoch leider nichts konserviert worden.

Die Zulässigkeit der obigen Schlußfolgerungen wurde an dem eigenen Material nachgeprüft. Pfropfkulturen von Ch. 51 auf *Solanum nigrum*- sowohl als *Cyphomandra betacea*-Unterlage sind schlechterwüchsig und kleinblättriger als die Stecklingskulturen. Nun wurde die Änderung der Epidermiszellgröße und der Spaltöffnungsgröße im Verhältnis zur Blattgröße bei einigen Ch. 51/*Cyphomandra*-Pfropfpflanzen untersucht. Das Ergebnis ist in Tabelle 1a zusammengestellt.

Die Blattgrößen des Stecklingsmaterials waren bei der Bestimmung der Epidermiszellgrößen leider nicht notiert worden, sie entsprechen

Tabelle 1a. *Chimäre 51. Epidermiszellgröße und Spaltöffnungsgröße in Beziehung zur Blattgröße.*

Objekt	Blattgröße			Epidermiszellgröße			Spaltöffnungsgröße		
	gem. Anzahl	Länge cm	Breite cm	gem. Anzahl	$M \pm m$ mm²	Abnahme gegen 1. %	gem. Anzahl	$M \pm m$ mm²	Abnahme gegen 1. %
1. Stecklingspflanzen	5	—	—	712	198 ± 3	—	360	651 ± 6	—
2. Ch. 51/*Cyph.* . .	2	9,75	7,5	379	144 ± 2	27,3	360	619 ± 6	4,9
3. Ch. 51/*Cyph.* . .	2	5,25	3,75	367	132 ± 2	33,3	360	649 ± 7	0,3
4. Ch. 51/*Cyph.* . .	1	3,20	2,00	181	52 ± 1	73,7	186	527 ± 6	19,0

aber mindestens denen der großblättrigen Pfropfpflanzen. Das Ergebnis zeigt, wie mit Abnahme der Blattgröße auch die Zellgröße stark abnimmt. Die Deutung der geringen Zellgröße bei B. X als Ausdruck der Hungerwüchsigkeit der Pfropfkulturen dürfte also berechtigt sein. Auf die Änderung der Spaltöffnungsgröße kommen wir an anderer Stelle zurück.

Die Behaarung ist häufig zur Beurteilung der Unterschiede von Tomaten und Nachtschatten und der verschiedenen Chimärentypen herangezogen worden (WINKLER 1908, 1916, 1934; MAYER-ALBERTI 1924; GRAU 1917). Die wichtigsten Charakteristica seien kurz zusammengefaßt: *Solanum nigrum* ist an Blättern und Stengeln spärlich behaart mit mehrzelligen groben Deckhaaren. Die kleineren sitzen unmittelbar den Epidermiszellen auf, die größten sind an der Basis von einem kurzen, aus mehreren Zellen gebildeten Sockel umgeben. Die Cuticula dieser Haare ist grobwarzig gekörnelt (Abb. 11e). Neben diesen Deckhaaren kommen in ebenfalls spärlicher Verteilung Drüsenhaare zweier verschiedener Typen vor: solche, die auf einem aus einer längeren Basalzelle und einer kurzen, fast kugeligen Halszelle bestehenden Stiel ein Drüsenköpfchen aus 4 großen gegeneinander abgeplatteten kugeligen Zellen tragen, und solche, die auf einem einfachen, vielfach gekrümmten Stiel mehrere in einem unregelmäßigen Konglomerat angeordnete kleine Drüsenzellen tragen (s. WINKLER 1916, Fig. 10).

Bei den Tomatenformen ist die Behaarung sowohl an Deckhaaren als auch an Drüsenhaaren dichter. Die Deckhaare sind viel schlanker und zarter und auch kürzer als beim Nachtschatten. Bei Kulturtomaten ist die Cuticula völlig glatt in Übereinstimmung mit den Befunden von MAYER-ALBERTI und WINKLER. Bei *Lyc. pimpinellifolium* hingegen ist die Cuticula feingrubig punktiert; sie erscheint im optischen Längsschnitt unregelmäßig schwach gewellt (Abb. 11b). Neben den kurzen Deckhaaren kommen bei den Kulturtomaten lange Zottenhaare mit mehrschichtigem Sockel vor. Es sind jedoch auch Übergänge zwischen beiden Haarformen zu finden. Dieser Umstand führte bei den Messungen gelegentlich zu Schwierigkeiten in der Beurteilung. Die Zottenhaare fehlen dem *Lyc. pimpinellifolium*, zumindest der hier in Kultur befind-

lichen Linie. Die Drüsenhaare sind bei Kulturtomate und Wildtomate im Prinzip die gleichen, die auch beim Nachtschatten vorkommen. Auch diese sind jedoch bei den Tomaten sehr zahlreich. Diejenigen mit dem 4zelligen Drüsenköpfchen haben bei den Tomaten einen wesentlich längeren Stiel als beim Nachtschatten (Abb. 10). Die zweite Form von

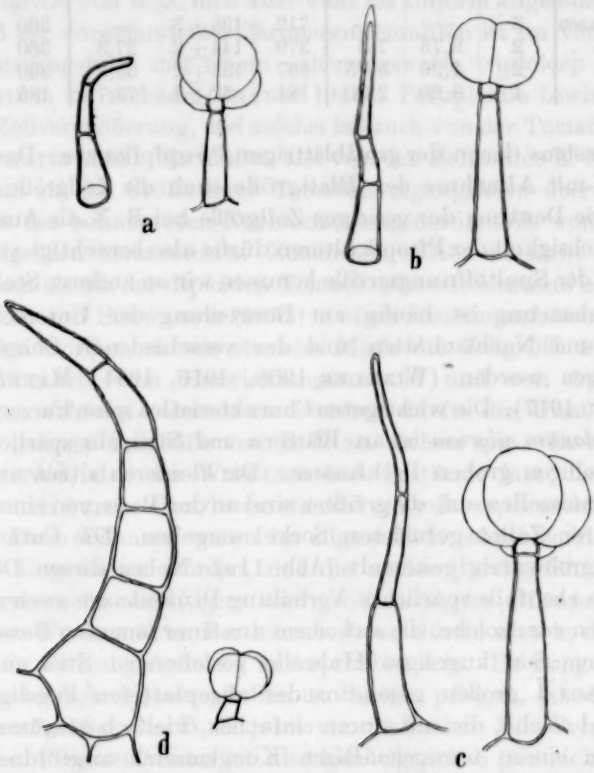


Abb. 10a—d. Deck- und Drüsenhaare von a) *L. p.* II, b) *L. p.* IV, c) Ch. 51, d) *S. n.* Vergr. etwa 150mal.

Drüsenhaaren wurde beim Vergleich der Pflanzenformen nicht berücksichtigt.

Bei Ch. 51 sind im Prinzip die gleichen Deckhaare und Drüsenhaare vorhanden wie bei der Tomatenausgangsform (Abb. 10). Die Cuticula der Deckhaare zeigt die gleiche feine grubige Punktierung, vergleichsweise sogar in etwas stärkerem Maße. Die basale Zelle ist meist frei davon (Abb. 11a, b). B. X besitzt die gleichen Haarformen, daneben aber auch die Zottenhaare der Kulturtomate. Seltsamerweise sind nun die Deckhaare teilweise ähnlich grubig punktiert wie bei *Lyc. pimp.* und Ch. 51, nur in deutlich schwächerem Maße (Abb. 11d). Mit der groben warzigen Körnelung der Cuticula des Nachtschattens kann das Merkmal

aber keinesfalls verglichen werden (Abb. 11e). Nach Form und Bau sind diese Haare Tomatenhaare, nicht Nachtschattenhaare.

Der Vergleich zwischen den Längen der Deckhaare der oberen Blattepidermis zeigt, daß wiederum Ch. 51 zwischen *L. p.* II und *S. n.* steht und sich in diesem Fall auch deutlich von *L. p.* IV unterscheidet. Die Vergleichsdaten für B. X zeigen, daß wie bei den Epidermiszellgrößen

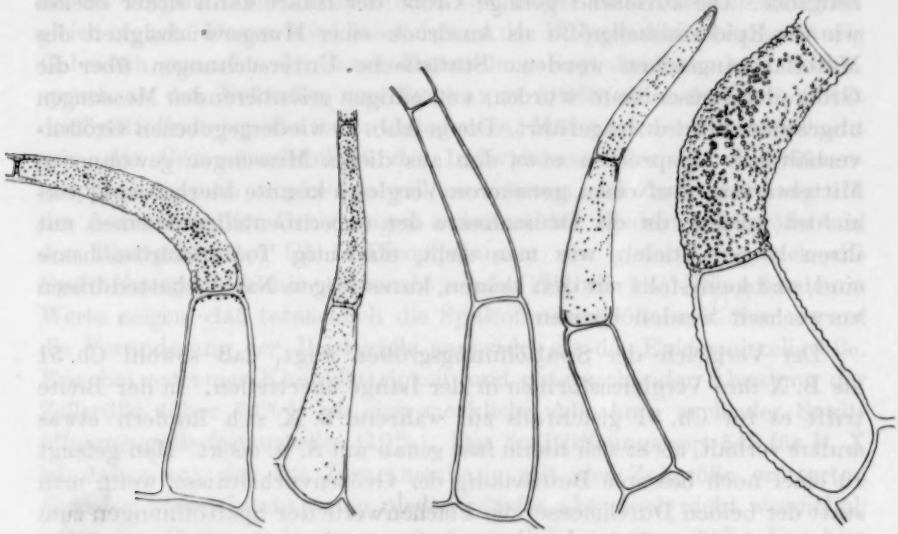


Abb. 11 a—e. Cuticulastruktur der Deckhaare von: a) Ch. 51, b) *L. p.* IV, c) Monektoburdo X, d) B. X, e) *S. n.* Bis auf b sind die Basalzellen im optischen Schnitt, die oberen Zellen (bis auf c) in Aufsicht gezeichnet. Vergr. etwa 280mal.

der Unterschied gegenüber *S. n.* noch größer ist als bei Ch. 51 (Tabelle 2).

Der Unterschied ist hier zwischen 4. und 1. mit $D = 51$ und $D/m_D = 16$ geringer als zwischen 4. und 2. mit $D = 62$ und $D/m_D = 39$. Der

Tabelle 2. *Längen der Deckhaare.* (Symbole wie Tabelle 1.)

	Pflanze	Mittelwert $M \pm m$ mm *	Streuung σ	Variationskoeffizient v	Anzahl gemessener Haare n
1.	*S. n.*	180 ± 3,0	± 64	36	421
2.	*L. p.* II	67 ± 1,0	± 17	26	282
3.	L. *p.* IV. . . .	98 ± 1,3	± 22	22	285
4.	Ch. 51.	129 ± 1,2	± 22	17	326
5.	B. X	70 ± 1,3	± 16	23	245
6.	K. H.	106 ± 2.2	± 38	36	302

* Die absoluten Werte erhält man bei Division durch die lineare Vergrößerung 428.

Unterschied zwischen 4. und 3. ist mit $D = 31$ absolut kleiner als gegen 1., aber mit $D/m_D = 17$ statistisch etwas stärker gesichert. Bei B. X ist der Unterschied gegen *S. n.* mit $D = 110$ und $D/m_D = 33$ entschieden ausgeprägter als bei Ch. 51. Auch der Unterschied gegen K. H. ist mit $D = 36$ und $D/m_D = 14$ ausgeprägt. Doch dürften hier ähnliche Überlegungen anzustellen sein wie hinsichtlich der Epidermiszellgröße. Die auffallend geringe Größe der Haare kann sicher ebenso wie die Epidermiszellgröße als Ausdruck einer Hungerwüchsigkeit des Materials angesehen werden. Statistische Untersuchungen über die Größe der Drüsenhaare wurden, von einigen orientierenden Messungen abgesehen, nicht durchgeführt. Die in Abb. 10 wiedergegebenen Größenverhältnisse entsprechen etwa den aus diesen Messungen gewonnenen Mittelwerten. Auf einen genaueren Vergleich konnte hierbei wohl verzichtet werden, da die Drüsenhaare der experimentellen Formen mit ihren langen Stielen, wie man sieht, eindeutig Tomatendrüsenhaare sind, und keinesfalls mit den kleinen, kurzstieligen Nachtschattendrüsen verwechselt werden können.

Der Vergleich der Spaltöffnungsgrößen zeigt, daß sowohl Ch. 51 als B. X ihre Vergleichsformen in der Länge übertreffen. In der Breite trifft es für Ch. 51 gleichfalls zu, während B. X sich insofern etwas anders verhält, als er sich hierin fast genau mit *S. n.* deckt. Man gelangt zu einer noch besseren Beurteilung der Größenverhältnisse, wenn man statt der beiden Durchmesser die Flächenwerte der Spaltöffnungen zum Vergleich benutzt. Diese gewinnt man in wohl ausreichender Annäherung aus den Längen- und Breitenmittelwerten nach der Flächenformel der Ellipse. Auch danach haben Ch. 51 und B. X weitaus die größten Spaltöffnungsmittelwerte (Tabelle 3).

Sehr bemerkenswert ist die Spaltöffnungsgröße von B. X, die größer als die aller Vergleichsformen, nicht allzuviel hinter der von Ch. 51

Tabelle 3. *Spaltöffnungsgrößen.* (Symbole wie Tabelle 1 und 2.)

Pflanze	Länge $L \pm m$ mm*	Streuung σ_L	Variationskoeffizient v_L	Breite $B \pm m$ mm*	Streuung σ_B	Variationskoeffizient v_B	Breitenindex $\frac{B \cdot 100}{L}$	Fläche $F \pm m$ mm²*
S. n.	29,5 ± 0,2	± 3,8	12,9	20,75 ± 0,1	± 2,0	9,7	70,3 ± 0,14	481 ± 5,6
L. p. II	23,1 ± 0,1	± 1,9	8,2	16,8 ± 0,1	± 1,4	8,3	72,7 ± 0,01	305 ± 2,6
L. p. IV	32,0 ± 0,1	± 2,8	8,8	19,8 ± 0,1	± 1,4	7,1	61,9 ± 0,03	497 ± 3,3
Ch. 51	37,2 ± 0,2	± 3,8	10,2	22,3 ± 0,1	± 2,0	8,7	59,9 ± 0,06	651 ± 6,4
B. X	32,6 ± 0,2	± 3,7	11,3	21,3 ± 0,1	± 2,6	12,2	65,3 ± 0,10	545 ± 5,9
K. H.	21,9 ± 0,1	± 1,9	8,8	14,9 ± 0,1	± 1,1	7,4	68,0 ± 0,02	256 ± 1,8

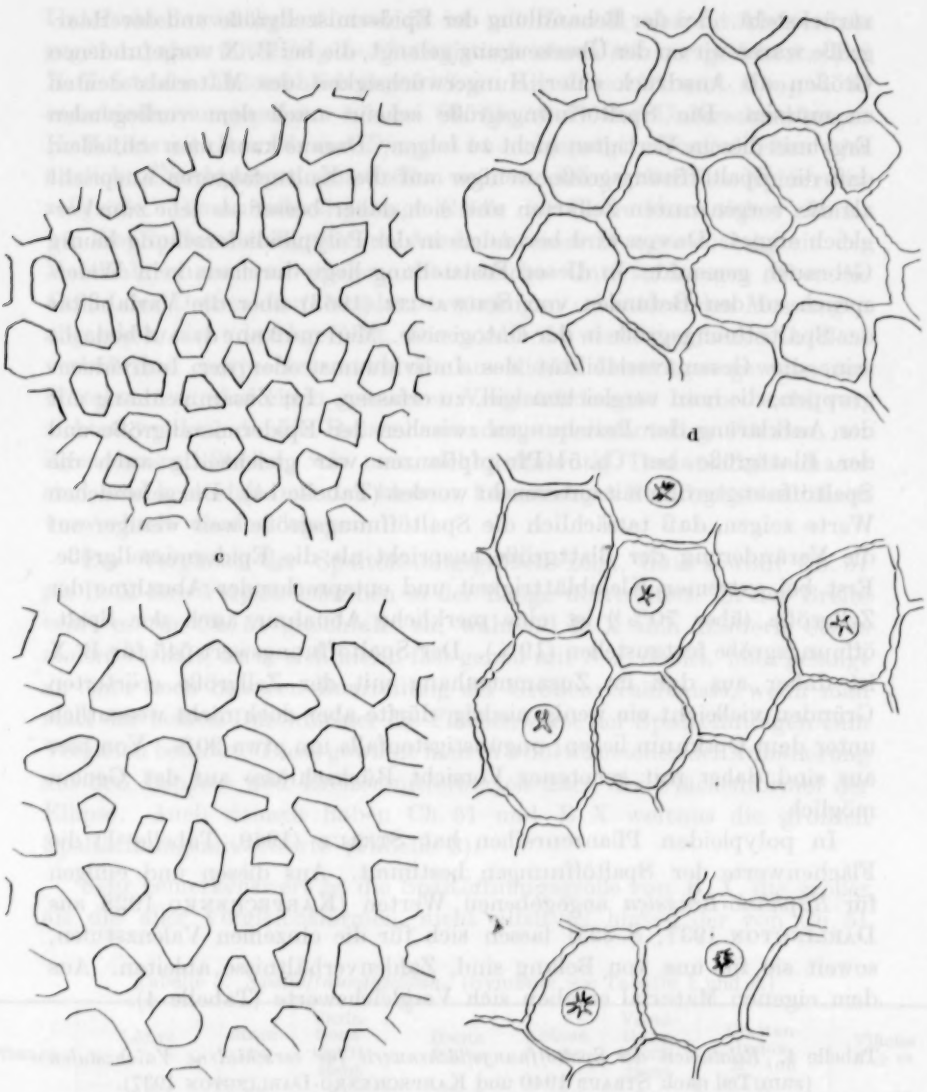
* Die absoluten Werte erhält man bei Division durch die lineare Vergrößerung 835, bzw. $6{,}97 \cdot 10^5$ im Falle der Flächenwerte.

zurücksteht. Bei der Behandlung der Epidermiszellgröße und der Haargröße waren wir zu der Überzeugung gelangt, die bei B. X vorgefundenen Größen als Ausdruck einer Hungerwüchsigkeit des Materials deuten zu müssen. Die Spaltöffnungsgröße scheint nach dem vorliegenden Ergebnis diesem Verhalten nicht zu folgen. Daraus kann man schließen, daß die Spaltöffnungsgröße weniger auf die Kulturfaktoren anspricht als die vorgenannten Zellarten und sich daher besser als jene zum Vergleich eignet. Davon wird besonders in der Polyploidieforschung häufig Gebrauch gemacht. In dieser Feststellung liegt durchaus kein Widerspruch zu den Befunden von Schwanitz (1953) über die Variabilität der Spaltöffnungsgröße in der Ontogenese. Man muß nur darauf bedacht sein, die Gesamtvariabilität des Individuums oder der Individuengruppen, die man vergleichen will, zu erfassen. Im Zusammenhang mit der Aufklärung der Beziehungen zwischen der Epidermiszellgröße und der Blattgröße bei Ch. 51-Pfropfpflanzen war gleichzeitig auch die Spaltöffnungsgröße mit untersucht worden (Tabelle 1a). Die gefundenen Werte zeigen, daß tatsächlich die Spaltöffnungsgröße weit weniger auf die Veränderung der Blattgröße anspricht als die Epidermiszellgröße. Erst bei extremer Kleinblättrigkeit und entsprechender Abnahme der Zellgröße (über 70%!) ist eine merkliche Abnahme auch der Spaltöffnungsgröße festzustellen (19%). Der Spaltöffnungswert 545 für B. X ist daher aus den im Zusammenhang mit der Zellgröße erörterten Gründen vielleicht ein wenig niedrig, dürfte aber doch nicht wesentlich unter dem Optimum liegen, ungünstigstenfalls um etwa 20%. Von hier aus sind daher mit gebotener Vorsicht Rückschlüsse auf das Genom möglich.

In polyploiden Pflanzenreihen hat Straub (1940, Tabelle 1) die Flächenwerte der Spaltöffnungen bestimmt. Aus diesen und einigen für *Raphano-Brassica* angegebenen Werten (Karpechenko 1928 aus Darlington 1937, S. 223) lassen sich für die einzelnen Valenzstufen, soweit sie für uns von Belang sind, Zahlenverhältnisse ableiten. Aus dem eigenen Material ergeben sich Vergleichswerte (Tabelle 4).

Tabelle 4. *Relationen der Spaltöffnungsflächenwerte für verschiedene Valenzstufen* (zum Teil nach Straub 1940 und Karpechenko-Darlington 1937).

Objekte	2n : 4n	2n : 6n	
Antirrhinum majus	1:1,77	1:2,22	nach Straub
Torenia Fournieri	1:1,75	1:2,44	
Impatiens Sultani	1:1,60		
Lupinus luteus	1:1,64		
Raphano-Brassica	1:1,83	1:2,15	nach Karpechenko-Darlington
Lycopersicum pimpinellifolium	1:1,63		eigener Wert



Man sieht, daß sich der Wert für *Lyc. pimp.* gut in die Reihe der übrigen Werte einfügen läßt. Bildet man nun die Relationen *L. p.* II: Ch. 51 und K. H.: B. X, so erhält man folgende Werte:

$$\frac{L.\,p.\,\text{II} : \text{Ch. 51}}{1 : 2{,}13}, \qquad \frac{K.\,H. : B.\,\text{X}}{1 : 2{,}13}.$$

Die Übereinstimmung der beiden Werte ist sicher zufällig. Ein Vergleich mit der Tabelle 4 zeigt, daß diese Werte nur wenig kleiner sind

als die für die Beziehung 2n : 6n gefundenen. Man kann daraus schließen, daß Ch. 51 und B. X sich in ihren Spaltöffnungsgrößen angenähert verhalten wie Hexaploide der Polyploidiereihe ihrer jeweiligen Art.

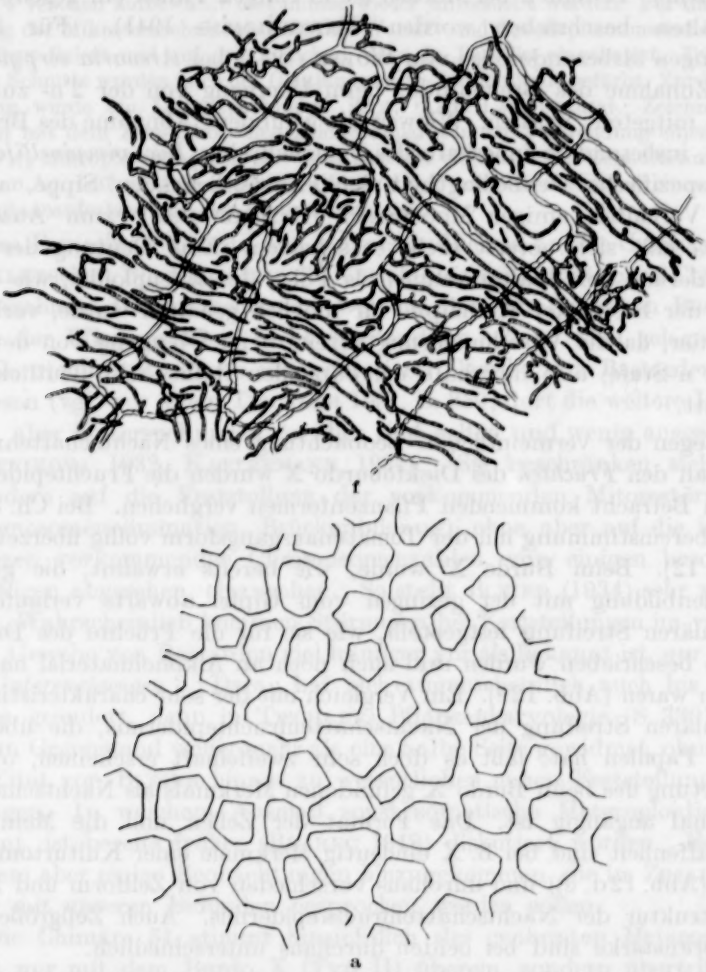


Abb. 12 a—f. Fruchtwandepidermis von a) *L. p.* II. b) *L. p.* IV, c) Ch. 51, d) Kulturtomate, e) B. X, f) *S. n.* Vergr. 310mal.

Bemerkenswert ist noch, daß der Breitenindex der Spaltöffnungen bei Ch. 51 bedeutend kleiner ist als bei den beiden diploiden Formen *S. n.* und *L. p.* II, die ähnliche, wenn auch statistisch signifikant unterschiedliche Werte aufweisen. Der Breitenindex von *L. p.* IV ist ebenfalls kleiner als der von *L. p.* II und nur um 2% verschieden von Ch. 51. Auch der Breitenindex von B. X ist kleiner als der von K. H. Der

Unterschied ist aber hier nicht so ausgeprägt. Diese Befunde stehen im Widerspruch zu der sonst beobachteten Beziehung des Breitenindex von Zellen und Organen zur Valenzstufe (SCHWANITZ 1953; dort weitere Literatur). Lediglich bei Moosen ist in einigen Fällen ein gegenteiliges Verhalten beschrieben worden (BARTHELMESS 1941). Für Spaltöffnungen insbesondere ist von WOESS (1941) bei *Arenaria serpyllifolia* eine Zunahme des Breitenindex beim Übergang von der 2 n- zur 4 n-Stufe mitgeteilt worden. Wieweit die gefundene Abnahme des Breitenindex, insbesondere innerhalb des Formenkreises *Lyc. pimpinellifolium*, eine spezifische Genbedingtheit der hier vorliegenden Sippe, analog dem Verhalten einiger Moosrassen (BARTHELMESS), zum Ausdruck bringt, läßt sich vorerst nicht entscheiden. Eine Deutung der Verschmälerung der Spaltöffnungen als Folge der Aneuploidie, wie es im Falle der Breite der Kronzipfel für möglich gehalten wurde, verbietet sich hier, da die Verschmälerung bereits beim Übergang von der 2 n- zur 4 n-Stufe, also innerhalb der euploiden Reihe, sehr deutlich hervortritt.

Wegen der vermeintlichen Beobachtung eines Nachtschattenmerkmals an den *Früchten* des Diektoburdo X wurden die Fruchtepidermen der in Betracht kommenden Pflanzenformen verglichen. Bei Ch. 51 ist die Übereinstimmung mit der Tomatenausgangsform völlig überzeugend (Abb. 12). Beim Burdo X wurde, wie bereits erwähnt, die gleiche Papillenbildung mit der geringen vom Gipfel abwärts verlaufenden cuticulären Streifung festgestellt, wie sie für die Früchte des Diektoburdo beschrieben wurden und auch noch an Alkoholmaterial nachzuweisen waren (Abb. 12e). Ein Vergleich mit der sehr charakteristischen cuticulären Streifung der Nachtschattenfruchtepidermis, die überdies keine Papillen hat, läßt es doch sehr zweifelhaft erscheinen, ob die Bewertung des beim Burdo X gefundenen Merkmals als Nachtschattenmerkmal angängig ist. Das Format der Zellen und die Membranbeschaffenheit sind bei B. X eindeutig Merkmale einer Kulturtomatenform (Abb. 12d, e), und durchaus verschieden von Zellform und Membranstruktur der Nachtschattenfruchtepidermis. Auch Zellgröße und Membranstärke sind bei beiden durchaus unterschiedlich.

c) Cytologie.

Für die cytologische Untersuchung wurden Quetschpräparate von Wurzeln und Antheren sowie Mikrotomschnitte von Wurzeln und Sproßvegetationsspitzen hergestellt. Wurzelspitzen wurden in Alkohol-Eisessig 3:1 15 min bis 24 Std fixiert und mehrere Tage bis zur Untersuchung in Orceinessigsäure gehalten. Zur Untersuchung wurden die Wurzeln 2 min in 45%iger Essigsäure im Reagensglas gekocht, dann unter dem Deckglas durch Druck ausgebreitet. War die Intensität der Färbung noch nicht wunschgemäß, wurde das Gläschen, in dem die Wurzeln in Orceinessigsäure lagen, 1—2 Tage offen stehengelassen. Durch Verdunstung

wurde allmählich die Konzentration des Farbstoffes gesteigert und eine intensivere Färbung erzielt. Die Antherenquetschpräparate wurden in entsprechender Weise hergestellt. Für länger andauernde Untersuchung wurde das Deckglas mit Krönigs Deckglaskitt umrandet. So konnten die Präparate ohne merkliche Schädigung bis zu 4 Wochen aufbewahrt und immer wieder untersucht werden. Für die Herstellung der Mikrotomschnitte wurde das Wurzel- und Sproßspitzenmaterial nach NAVASHIN fixiert und auf dem üblichen Wege in Paraffin eingebettet. Die 10 μ dicken Schnitte wurden nach der Gentianaviolett-Jod-Methode gefärbt. Zur Untersuchung wurde ein Leitz-Apochromat 92×, n.Ap. 1,32 benutzt. Zeichnungen wurden mit dem Zeiss-Abbeschen Zeichenapparat unter Verwendung eines Okulars 20×, Mikrophotographien mit dem gleichen Objektiv oder Zeiss-Ölimmersion 100×, n.Ap. 1,32 und dem Komp.-Okular 15× unter Verwendung eines Zeiss-Mikrophotoaufsatzes und der Contax hergestellt.

Das Bemerkenswerteste und Unverständlichste an der Cytologie der WINKLERschen Burdonen war die Variabilität der somatischen Chromosomenzahlen. Diese Erscheinung war aus der vermeintlichen Bastardnatur der Pflanzen allein nicht verständlich. Zwar wird gelegentlich auf Kernteilungsstörungen im vegetativen Gewebe von Bastarden hingewiesen (vgl. vor allem TISCHLER 1951, S. 339; dort die weitere Literatur)[1], aber Untersuchungen darüber sind selten und wenig ausgedehnt (PLOTNIKOVA 1932, KATTERMANN 1934). Sie beschränken sich insbesondere auf die Feststellung der vorkommenden Mitosestörungen (Chromosomenelimination, Brückenbildung), ohne aber auf die in den Pflanzen vorkommenden Chromosomenzahlen, von einigen besonders auffälligen abgesehen, einzugehen. So stellt BLEIER (1934) sehr richtig fest: „Wahrscheinlich kommen Störungen bei Kernteilungen im vegetativen Gewebe von Bastarden viel häufiger vor als bekannt ist, *nur fehlen die Untersuchungen.*" Daran hat sich augenscheinlich auch bis heute nichts geändert, denn in TISCHLERs Pflanzenkaryologie (S. 339) wird diesem Gegenstand wenig mehr als eine halbe Seite gewidmet, ohne über das Zitat von BLEIER hinaus zu wesentlichen neuen Feststellungen zu gelangen. In welchem Ausmaß sonst somatische Heteroploidie vorkommt, ist bereits früher (BRABEC 1949) diskutiert worden. Es sind seitdem aber einige Beobachtungen hinzugekommen, die im Zusammenhang mit unseren Befunden besprochen werden sollen.

Die Chimäre 51 stimmt hinsichtlich der genannten Heteroploidie nicht nur mit dem Burdo X (Typ II) überein, sondern übertrifft die Befunde daran noch bei weitem. Insgesamt wurde in Wurzelspitzen eine Variationsbreite von 42—85 Chromosomen gefunden (Tabelle 5). Manche Zählungen sind naturgemäß unsicher, es wurden aber nur solche Werte mitberücksichtigt, bei denen die Unsicherheit höchstens 1 bis 3 Einheiten ausmacht. Und da ergibt sich immerhin eine fast durchgehende Kontinuität zwischen den genannten Extremwerten. Eine

[1] Herrn Prof. Dr. G. TISCHLER sei an dieser Stelle für wertvolle Literaturhinweise gedankt.

Tabelle 5. *Chromosomenzahlen und ihre Häufigkeit in 8 verschiedenen Wurzeln von Ch. 51.*

	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
1.	1	2		1?	1?									
2.								1+2?	1?	1		10+4?	1+1?	
3.	3?	1+3?	1	1+1?										
4.														
5.														
6.					1?	1?								
7.					1									
8.							2				2+1?			1?

	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69
1.														
2.														
3.														
4.														
5.														
6.														
7.														
8.	1	2	1+1?	2+1?	2+1?	2	1+1?	1	1	1?			1?	

	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85
1.																
2.																
3.																
4.				1?		1?			2?		1?					
5.										1+2?	1+1?	2	1?	1?		1
6.																
7.												2?	1?		1	1?
8.							1?									

Mit ? sind Zählungen bezeichnet, die eine Unsicherheit von 1—3 Einheiten aufweisen.

größere Lücke besteht bis jetzt nur zwischen etwa 65 und 75, die jedoch auch noch durch die Werte 68 und 73, jeweils mit der Unsicherheit von $\pm$ 2 durchbrochen wird. Die Gesamtzahl der bisherigen Zählungen (85) ist noch zu gering, um bei der gefundenen großen Variationsbreite eine zuverlässige Aussage über die Häufigkeiten der verschiedenen Werte und über etwaige Maxima in der Verteilung machen zu können. Soweit es sich bis jetzt übersehen läßt, scheinen die Werte 42—43, 53, 59—60 und 80—81 solche Maxima anzudeuten (Abb. 13—15). Es läßt sich sofort erkennen, daß keinerlei gesetzmäßige Beziehung zwischen diesen Werten besteht. Sie lassen sich in keiner Weise als endopolyploide Reihe charakterisieren. Den bisherigen Befunden nach hat jede Wurzel ihre

typische Chromosomenzahl mit einigen Abweichungen davon um wenige Einheiten. So wurden in einigen Wurzeln die Zahlen 42—45, in einer

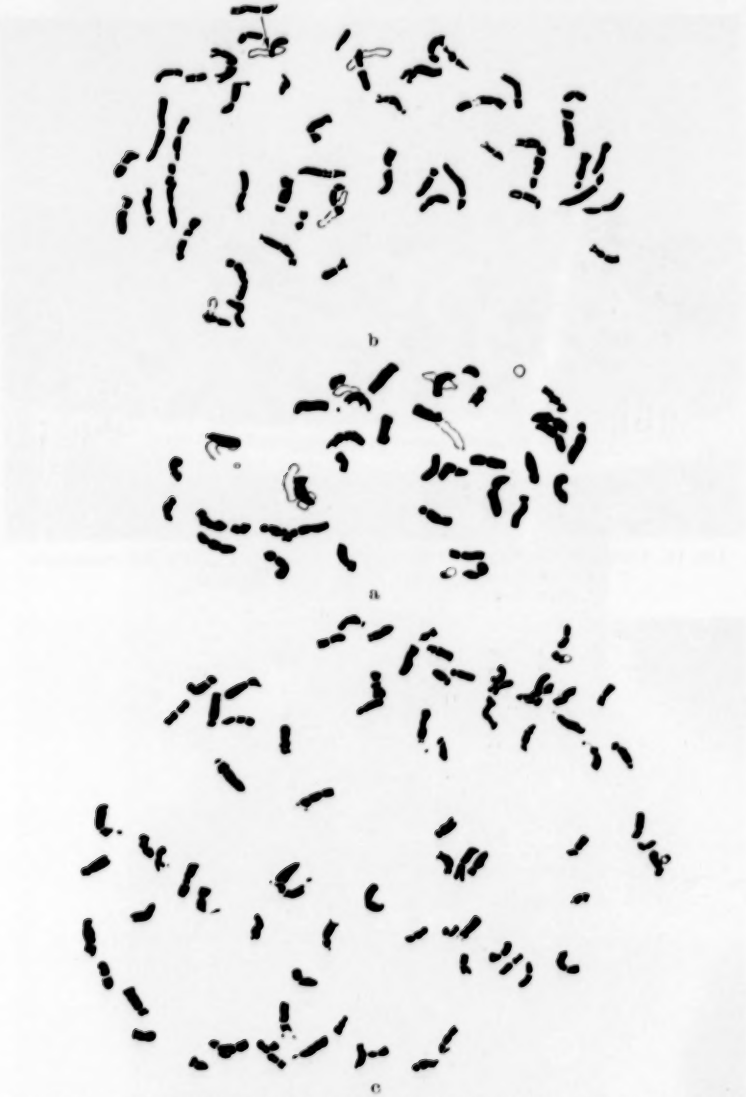


Abb. 13a—c. Chimäre 51, Wurzel. Prophase. a) 44, b) 53, c) 81 Chromosomen. Orceinessigsäure-Quetschpräparat. Vergr. etwa 1900mal.

anderen fast nur die Zahl 53, einer weiteren Zahlen von 80—85, wieder einer anderen Zahlen um 60 gefunden. Neben diesen für die jeweilige Wurzel „typischen" Zahlen kommen aber auch, wenn auch vereinzelt,

völlig abweichende Zahlen vor, so in einer Wurzel mit den „typischen" Zahlen 81—85 unversehens ein Kern mit nur 46 Chromosomen. Die

Abb. 14. Chimäre 51, Wurzel, Pleromzelle. Prophase, ± 75 Chromosomen. Orceinessigsäure. Vergr. etwa 2100mal.

Abb. 15. Chimäre 51, Wurzel. Metaphase, 43 Chromosomen. Orceinessigsäure. Vergr. etwa 2700mal.

meisten Zählungen stammen aus Periblem- und Dermatogenzellen. Sichere Zählungen waren im Plerom bisher kaum möglich. Eine Pro-

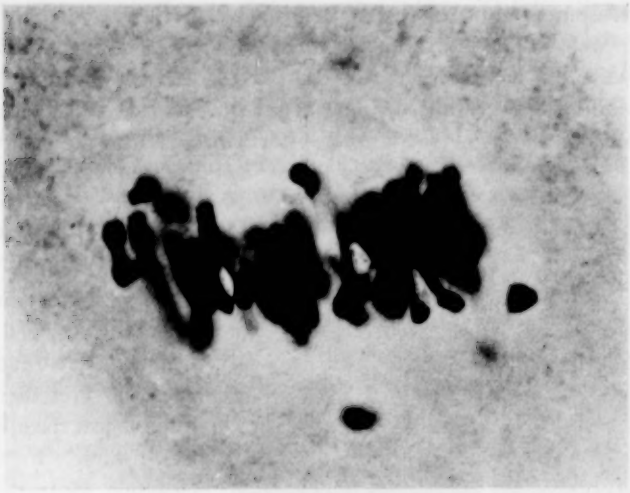


Abb. 16. Chimäre 51, Meiosis. Metaphase I.

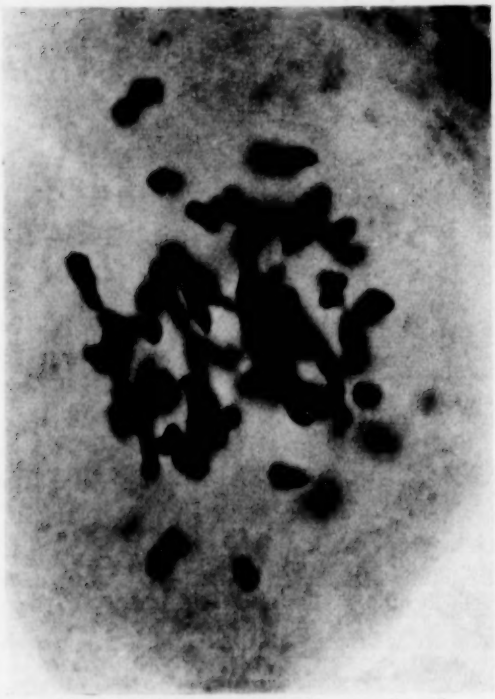


Abb. 17. Chimäre 51, Meiosis. Anaphase I.

phase mit einigermaßen zuverlässig 75 Chromosomen konnte aber photographiert werden (Abb. 14).

Chromosomenzählungen in den Sproßspitzen sind wegen der Kleinheit der Zellen und der sehr dichten Lage der Chromosomen noch wesentlich schwieriger als das schon in der Wurzel der Fall ist. Einige grobe Schätzungen ergaben Werte von sicher über 70 Chromosomen, also Werte von einer Größenordnung, wie sie auch in der Wurzel zu finden ist.

Abb. 18. Chimäre 51, Meiosis. Anaphase II. Alle Präparate Orceinessigsäure. Vergr. etwa 2700mal.

Die völlige Sterilität der Chimäre 51 hat ihre Ursache sicherlich zum erheblichen Teil in den starken Störungen der Meiosis. Genauere Untersuchungen darüber stehen noch aus. Erste orientierende Befunde zeigen, daß auch hier mit hohen Chromosomenzahlen zu rechnen ist. Die wenigen bisher vorliegenden Beobachtungen beziehen sich auf die Metaphase I, Anaphase I und Anaphase II. Zahlreiche Univalente in der Metaphase I und eine nur selten einigermaßen regelmäßige, meist aber sehr regellose bis fast chaotisch zu nennende Anordnung der Gemini sind die Kennzeichen für die vorhandenen Störungen (Abb. 16). Entsprechende Anomalien ergeben sich für die Anaphase I: Verteilungsschwierigkeiten, Nichttrennen bei manchen Gemini, Aussonderung einzelner oder mehrerer Chromosomen und infolgedessen Karyomerenbildung in den folgenden Stadien (Abb. 17 und 18). Insgesamt sind die beobachteten Erscheinungen durchaus gleicher Art, wie sie bereits beim Burdo X beschrieben wurden, im einzelnen scheinen die meiotischen Störungen noch stärker zu sein.

Besprechung der Ergebnisse.

In der Chimäre 51 liegt eine neue experimentell gewonnene Pflanzenform vor, die ihre Entstehung den mit dem Pfropfvorgang verbundenen

Handhabungen und deren Folgen verdankt. Welche dieser Handhabungen oder welche ihrer Folgen für ihre Entstehung letztlich entscheidend ist, gilt es zu prüfen. Die Beantwortung dieser Frage bedeutet, wie auch immer sie ausfallen mag, einen Beitrag zum Problem der „Pfropfhybridisation". Da WINKLERS „Burdo X" den gleichen Vorgängen seine Entstehung verdankt, ist von vornherein die Möglichkeit gegeben, beide Pflanzenformen miteinander zu vergleichen. Die Entstehungsweise ist insofern etwas unterschiedlich, als der Burdo X auf dem Wege über eine Periklinalchimäre (WINKLER 1934), die Chimäre 51 unmittelbar als Regenerationssproß aus dem Pfropfcallus entstanden ist. Beide Formen sind von allen bisher bekannt gewordenen Chimärenformen verschieden. Insbesondere hat weder B. X in all den Jahren seiner Existenz (insgesamt 7 Jahre) noch die Ch. 51 bisher (in 2 Jahren) irgendwelche „vegetativen Rückschläge" hervorgebracht. Die morphologischen und anatomischen Vergleichsdaten haben hinreichend ihre Ähnlichkeit verdeutlicht. Über den allgemeinen Eindruck hinaus ist diese Ähnlichkeit insbesondere in den Blütenmerkmalen (Breitenindex der Kronblätter), der Beschaffenheit der Haare, der Spaltöffnungsgröße und deren Breitenindex zu erkennen. Andererseits ist aber auch ihre Verschiedenheit klar zum Ausdruck gekommen. Diese ist zum Teil bereits dadurch bedingt, daß die Tomatenausgangsformen verschieden waren. Dabei ist hervorgetreten, daß die Chimäre 51 teilweise von ihrer Tomatenausgangsform stärker verschieden ist als Burdo X von seiner; in einigen Merkmalen ist es jedoch umgekehrt. Die Blattform von Ch. 51 ist stärker von der Tomatenblattform verschieden, als dies bei B. X der Fall ist. Daß der spätere Typ I darin Ch. 51 ähnlicher war, wurde bereits hervorgehoben. In der Epidermiszellgröße ist der Unterschied zwischen Ch. 51 und *L. p.* II ebenfalls ausgeprägter als zwischen B. X und König Humbert. In diesem Merkmal und in der Haarlänge verhält sich B. X entgegengesetzt zu Ch. 51. Während hier die Werte größenordnungsweise nahe bei *L. p.* IV liegen, sind die entsprechenden Werte von B. X wesentlich kleiner als die von K. H. Es konnte gezeigt werden, daß mit großer Wahrscheinlichkeit die Ursache dafür in der Kleinblättrigkeit von B. X infolge von Hungerwüchsigkeit der Pfropfkulturen zu erkennen ist. In der Spaltöffnungsgröße verhalten sich beide Formen bemerkenswert übereinstimmend. In den Blütenmerkmalen ist die Übereinstimmung beider Formen sehr deutlich. Ebenso deutlich ist bei beiden die Nichtübereinstimmung mit den entsprechenden Nachtschattenmerkmalen. Lediglich in der Kronzipfelbreite ist eine Übereinstimmung mit *S. n.* zu erkennen. Aus der Parallelität der Erscheinung bei sowohl B. X als Ch. 51 kann auf die gleiche Ursache in beiden Fällen geschlossen werden. Daraus auf eine Beteiligung von *nigrum*-Elementen im Genom zu schließen, ist aber

wohl nicht angängig, da sich ihre Wirkung keinesfalls auf dieses eine Blütenmerkmal beschränken würde. Im übrigen ist die Blattbreite für sich allein wohl kaum als ein Merkmal anzusprechen, sondern immer erst im Zusammenhang mit der Länge. Schmalblättrigkeit der Kronzipfel ist bei der Tomate als eine Wirkung des pleiotropen „cb"-Gens beschrieben worden (LESLEY u. LESLEY 1952). Für die Deutung unserer Fälle kommt es aber einmal wegen seiner Pleiotropie, zum anderen darum nicht in Betracht, weil diese die Elimination sämtlicher Chromosomen mit den dominanten Allelen in allen vorkommenden Chromosomenkombinationen voraussetzen würde.

Der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Valenzstufe hat im allgemeinen eine Vergrößerung des Breitenindex (= Verkleinerung des Längen- zu Breitenindex, SCHWANITZ 1953) der Organe zur Folge. Das trifft auch für das vorliegende Material von *Lyc. pimpinellifolium* hinsichtlich der Cotyledonen, der Laubblätter insgesamt wie der Einzelfiedern und der Kronzipfel zu. Bei den Kronzipfeln ist die Verbreiterung im Verhältnis zur Länge bei den Tetraploiden allerdings geringfügig. Bei den beiden experimentellen Formen haben wir es aber zweifellos mit einem sehr unausgeglichenen Genom zu tun. Da ist es sehr wohl denkbar, daß die sonst in polyploiden Reihen geltenden Proportionsregeln hier nicht zutreffen. Es gibt einige Angaben und Hinweise dafür, daß die bei geradzahligen Valenzstufen geltende Regel für ungeradzahlige Valenzstufen nicht zu stimmen braucht. So ändert sich bei *Funaria hygrometrica* die Maßzahl für die Relation $\frac{\text{Durchmesser}}{\text{Höhe}}$ der Kapseldeckel bei Triploiden in anderer Weise als bei Tetraploiden (v. WETTSTEIN 1927, Tabelle 2). Die Kronzipfel triploider Tomaten können schmäler sein als die der diploiden, während die tetraploiden wieder Verbreiterung zeigen. So ist es aus einer Abbildung von JÖRGENSEN (1928, Tafel VI, Fig. 4) zu erkennen, obgleich er selber dazu bemerkt: "The differences in the flowers are not very pronounced". Genaue Messungen liegen leider nicht vor. Ebenfalls bei Tomaten läßt eine Abbildung von LESLEY (1928, Fig. 23) erkennen, daß bei einer trisomen Form, mit nichtbalanciertem Genom also, die Kelchblätter im Vergleich zur diploiden Normalform länger und schmäler geworden sind. Überdies nimmt auch WINKLER diese Deutungsweise in Anspruch, um die „scheinbare Choripetalie" von Burdo Ch zu erklären. Bemerkenswert ist dabei der Hinweis, daß die Erscheinung verschiedentlich bei tetraploidem *Solanum nigrum* beobachtet worden ist (WINKLER 1934, S. 653f.). WINKLER gelangt angesichts dieser Tatsachen zu dem Schluß, daß die „scheinbare Choripetalie" nicht eine Folge des Burdonencharakters der Epidermis ist, „*sondern die Folge einer Störung des genischen Gleichgewichtes*". Dieser Anschauung können wir uns betreffs

der Schmalblättrigkeit der Blüten von Burdo X und Chimäre 51 anschließen.

Bis auf wenige Unklarheiten zeigen alle anatomischen Untersuchungen eine qualitative Übereinstimmung zwischen den beiden experimentellen Formen einerseits und ihren Tomatenausgangsformen andererseits. Die festgestellten Unterschiede sind nur quantitativer Art. Bei Heranziehung von tetraploiden Vergleichsformen (hier *L. p.* IV) hat sich zeigen lassen, daß die beobachteten Abweichungen von der Ausgangsform im Bereich der bei Heteroploiden zu erwartenden liegen. Die Nichtübereinstimmung mit *Solanum nigrum* ist fast überall deutlich. Lediglich zwei Merkmale bedürfen einer näheren Betrachtung: die Beschaffenheit der Cuticula der Deckhaare, und die Papillenbildung und cuticuläre Streifung der Fruchtwandepidermis bei Burdo X.

Hinsichtlich der Beschaffenheit der Cuticula der Deckhaare sagt Winkler über seinen Monektoburdo X folgendes aus: „Die Behaarung ist bei dem Burdo X auch dieselbe wie bei *Sol. tübingense: insbesondere fehlt stets die bei den Nachtschattenhaaren vorhandene Körnelung der Cuticula.*" Es kann noch jetzt an Alkoholmaterial nachgeprüft werden, daß das zutrifft. Diese Feststellung ist wichtig, um zu zeigen, daß die gleichfalls an Alkoholmaterial zu beobachtende feine Punktierung der Haarcuticula des Vollburdo X nicht durch die Alkoholkonservierung bedingt sein kann. Von Mayer-Alberti wird überdies betont, daß die Unterschiede der Cuticulastruktur der Nachtschatten- und der Tomatenhaare an frischem und Alkoholmaterial von „außerordentlicher Schärfe" seien. Lediglich nach Chloralhydratbehandlung tritt auf den sonst glatten Wänden eine „leichte Körnelung" hervor, die sich auch durch mehrtägiges Auswaschen in destilliertem Wasser nicht rückgängig machen läßt. Diese Beobachtung ist jedoch für unsere Betrachtung ohne Belang. Ein Vergleich mit Winklers Diektoburdo zeigt, daß hier in den meisten Fällen Übereinstimmung mit dem Monektoburdo besteht: die Cuticula der Deckhaare ist glatt. In manchen Fällen ist aber auch hier eine schwache Punktierung der Cuticula ähnlichen Ausmaßes wie beim Burdo X zu erkennen (Abb. 11 c). Die Befunde lassen sich dahin zusammenfassen, daß sich beim Burdo X und in noch geringerem Maße beim Diektoburdo schwache Ansätze einer Merkmalsbildung erkennen lassen, wie sie der Tomatenausgangsform nicht eigen sind. Der Vergleich mit *Lyc. pimpinellifolium* zeigt jedoch, daß diese Art Merkmalsbildung innerhalb der Gattung *Lycopersicum* sehr wohl anzutreffen ist. Eine Übereinstimmung mit der Art von Merkmalsbildung, wie sie beim Nachtschatten vorgefunden wird, ist ohne Zweifel nicht vorhanden. Die Deutung der Erscheinung als Ausdruck eines schwachen *nigrum*-Anteils am Genom erscheint sehr zweifelhaft. Mit größerer Wahrscheinlichkeit kann sie, ebenso wie die Schmalblättrigkeit der Blüten, aus der

Unbalanciertheit des Genoms erklärt werden, da angesichts der unterschiedlichen Chromosomenzahlen mit verschiedenen Genomkombinationen zu rechnen ist. Das würde auch die durchaus unterschiedliche Expressivität des Merkmals erklären.

Ein weiteres anatomisches Merkmal, auf das näher eingegangen werden muß, ist die Beschaffenheit der *Fruchtepidermis*. Bei der Ch. 51 besteht kein Zweifel, daß es sich um eine Tomatenepidermis handelt. Auch die Struktur der Burdonenfruchtepidermis ist im wesentlichen die einer Kulturtomate und hat keine Ähnlichkeit mit der Nachtschattenfruchtepidermis. Lediglich die Papillenbildung stellt eine Abweichung von der normalen Bildung dar, die einer Erörterung bedarf. Die meisten, wenn auch nicht alle Fruchtepidermiszellen des Diektoburdo sind papillös. Beim Burdo X ist im Vergleich dazu die Papillenbildung etwas schwächer, sowohl die Anzahl der Zellen als auch die Expressivität betreffend. Die Papillenbildung ist als eine für die Fruchtepidermis neue Merkmalsbildung anzusehen. KRÜGER (1932) hat das gleiche Merkmal bereits bei *Sol. tübingense* beobachtet, und glaubt es als „ein gehemmtes Bestreben zur Haarbildung" deuten zu können. WINKLER hingegen (1938, S. 696) weist auf das Unwahrscheinliche dieser Deutung hin und versucht sie durch eine andere entwicklungsphysiologische Erklärung zu ersetzen. Danach soll die Papillenbildung sowohl bei *Sol. tübingense* als auch beim Diektoburdo als Folge eines gehemmten Ausdehnungsbestrebens der Tomatenepidermis gegenüber dem kleingehaltenen Frucht-Binnenkörper verstanden werden. Die Epidermisaußenwände würden sich dann, diesem Ausdehnungsbestreben folgend, nach außen vorwölben und die Papillen bilden. Für die beiden genannten Fälle möchte diese Deutungsweise allenfalls annehmbar erscheinen, für den Burdo X aber entfallen die dort vorliegenden besonderen Gegebenheiten. Eine genetische Diskrepanz zwischen Fruchtepidermis und Fruchtbinnenkörper besteht hier nicht. Es möchte naheliegend erscheinen, den Fall als eine Genmutation zu deuten. Dann müßte man aber annehmen, daß die gleiche Mutation zu ganz verschiedenen Zeiten und bei unterschiedlichen Umständen entstanden sei, einmal bei der Entstehung der haplochlamyden Chimäre *Sol. tübingense*, zum anderen bei der Bildung der Epidermis von B. X. Die Konstanz des Merkmals beim Übergang vom Diektoburdo zum Vollburdo X würde im letzteren Fall dafür sprechen. Von den Tomatenrückschlägen aus *Sol. tübingense* ist aber niemals eine derartige Veränderung der Fruchtepidermis mitgeteilt worden. Folglich entfällt dort die Möglichkeit, die Merkmalsänderung durch eine Mutation zu erklären. Zwar besteht grundsätzlich die Möglichkeit, daß das gleiche Merkmal einmal mutativ, ein anderes Mal als Phänokopie auftritt, aber sehr wahrscheinlich ist es in unserem Fall doch nicht.

Man muß schließlich noch an die Möglichkeit der Entstehung neuer Merkmale als Folge der Heteroploidie denken, wie sie an Moosen beobachtet worden ist (v. WETTSTEIN 1927, S. 328). Wie im Falle der Cuticulastruktur erscheint die Deutung der Papillenbildung als Folge der Heteroploidie viel zwangloser. In der gleichen Richtung dürfte dann auch die Erklärung für die schwache cuticuläre Streifung auf den Papillen bei B. X liegen, die, wie der Augenschein lehrt (Abb. 12e, f), wirklich nur mit Zwang mit der sehr charakteristischen Cuticulastruktur von *S. n.* zu vergleichen ist.

Cytologisch sind sowohl der Burdo X als auch die Chimäre 51 gekennzeichnet durch die starke intraindividuelle Variabilität der Chromosomenzahlen, bei B. X mit einer Variationsbreite von 37—56 (wenn man beide Typen zusammenfaßt), bei Ch. 51 mit einer solchen von 42—85 Chromosomen. In der Arbeit über die Cytologie der WINKLERschen Burdonen (BRABEC 1949) konnte festgestellt werden, daß bis dahin kein Organismus mit einer derartigen Variabilität der Chromosomenzahl *innerhalb des Individuums* (sowohl B. X als Ch. 51 sind ja Klonkulturen!) bekannt war. Dabei wurde freilich die *Nicotiana*-Chimäre von KOSTOFF (1930) übersehen. Jedoch handelt es sich dabei um eine Sektorialchimäre, in der lediglich die drei zygophasigen Zahlen 20, 26 und 40 vorkommen, wobei jeder Sektor seine ihm eigentümliche Chromosomenzahl bewahrte, wie aus den entsprechenden Meiosiszahlen ersichtlich ist. Auch die verschiedentlich beschriebenen Periklinalchimären aus Schichten verschiedener Valenzstufen (SATINA, BLAKESLEE u. AVERY 1940, SATINA u. BLAKESLEE 1941, 1943, SATINA 1945, DERMEN 1947; vgl. auch LANGE, 1926) sind in ihrem Charakter nicht mit den hier vorliegenden Befunden vergleichbar, da die einzelnen Schichten dieser Chimären ihren Karyotypus konstant bewahrten. Inzwischen sind jedoch einige Fälle von „Aneusomatie" bekannt geworden, die mit unserem Fall vergleichbar sind. Hierher gehören die von MENZEL und BROWN beschriebenen Fälle von Mosaikbildung im Zusammenhang mit somatischer Reduktion bei *Gossypium* (MENZEL 1952, MENZEL u. BROWN 1952, BROWN 1947).

Obgleich in diesen Fällen keine sehr umfangreichen Zählungen in vegetativen Geweben vorliegen, lassen doch die beobachteten vegetativen Spaltungen erkennen, daß hier variable Chromosomenzahlen vorgelegen haben, bzw. durch Abänderung (hier „somatische Reduktion") aus einem Ausgangsgenom entstanden sein müssen. Ob dabei die Skala der aufgetretenen Chromosomenzahlen sehr umfangreich war oder nicht, ist nicht festgestellt worden. Es könnte im *Gossypium*-Fall die als Endergebnis aufgetretene Zahl 2n—1 aus $\pm$ 4n durchaus auf eine einzige oder wenige aufeinanderfolgende Mitoseanomalien zurückzuführen sein. Daß eine Variabilität unseres Ausmaßes vorgelegen haben könnte, ist

aber unwahrscheinlich, da die entsprechenden Pflanzen ihren morphologischen Charakter, mit Ausnahme der Mosaikbildung, die zur näheren Untersuchung Anlaß gegeben hat, beibehalten haben. Auch die sonst beschriebenen Fälle von somatischer Reduktion (WILSON u. CHENG 1949, HUSKINS u. CHENG 1950, WILSON, HAWTHORNE u. TSOU 1951) führen normalerweise nur zu einer geringen Zahl von haploiden oder aneuploiden Zellen, über deren weiteres Schicksal meist nichts ausgesagt wird. Durch die experimentelle Steigerung der Anzahl der heteroploiden Zellen auf höchstens 5% ist aber noch keineswegs ein Zustand geschaffen, geschweige denn auf längere Dauer aufrechterhalten worden, wie er bei B. X und Ch. 51 vorliegt.

Einige Ähnlichkeit mit dem hier Beschriebenen liegt vor im Falle von VAARAMAS durch Colchicinierung gewonnenen autotetraploiden *Ribes nigrum* mit Chromosomenzahlen von 4—32 (VAARAMA 1949). Durch fortgesetzte Spaltung der Kernspindeln waren dort aus den ursprünglichen 4n-Zellen solche mit verminderten Chromosomenzahlen entstanden. Wie die karyologische Situation in den einzelnen Pflanzen war, ist allerdings aus der Arbeit nicht ersichtlich. Es handelt sich um summarische Ergebnisse aus der Gesamtheit der Objekte. Ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber unseren Pflanzen liegt darin, daß in den *Ribes*-Wurzeln zahlreiche tote oder degenerierende Zellen zwischen den lebenden vorkamen, darauf hindeutend, daß ein erheblicher Teil der durch Spindelanomalien entstandenen Zellen mit verringerter Chromosomenzahl nicht lebensfähig war. Bei B. X und Ch. 51 wurde ähnliches nicht festgestellt. Die Zellen mit den verschiedenen Chromosomenzahlen sind offenbar alle lebensfähig. Dem *Ribes*-Beispiel, B. X und Ch. 51 ist gemeinsam, daß es sich um experimentell gewonnene Formen handelt. Die gefundenen Anomalien müssen also ihre Erklärung in den experimentellen Eingriffen haben. Im *Ribes*-Fall sind Strukturänderungen der Chromosomen besonders in heterochromatischen Abschnitten infolge der Colchicinwirkung als Erklärungsmöglichkeit angezogen worden. Durch sie sollen Störungen im Nucleinsäurehaushalt der Kerne und in weiterer Folge die Spindelanomalien bewirkt worden sein. Ob ähnliche Erklärungsmöglichkeiten für die variablen Chromosomenzahlen von B. X und Ch. 51 denkbar sind, kann erst nach noch ausgedehnterer cytologischer Bearbeitung entschieden werden. Spindelanomalien in der von VAARAMA beschriebenen Form sind jedenfalls bisher nicht gefunden worden. Die überwiegende Mehrzahl der Anaphasen ist normal. Es kommen höchstens geringfügige Anomalien vor (Nachhinken oder Elimination einzelner Chromosomen). Vielleicht liegt auch in den von LEBEDEVA (1949) mitgeteilten Befunden an Kartoffeln etwas mit unseren Ergebnissen Vergleichbares vor. Hier wurden in den Wurzeln von Pfropfreisern von *Solanum punae*, die ihrer morphologi-

schen Abweichungen von den Kontrollen wegen bewurzelt wurden, variable Chromosomenzahlen von 52—60 bzw. 56—60 statt der für *S. punae* typischen Zahl 48 gefunden. Wenn auch keine Variabilität solchen Ausmaßes wie bei Ch. 51 und B. X vorhanden ist, so könnten hier doch ähnliche Verhältnisse gegeben sein. Nun sind aber auch Fälle von Aneusomatie bei natürlichen Objekten bekannt geworden. Die Fälle von *Acanthus ilicifolius* und *Asystasia uromandeliana* mit hohen und manchmal variierenden Chromosomenzahlen in Wurzelspitzenzellen sind vielleicht nicht so bedeutsam, da sie in den Rahmen dessen hineingehören, was auch sonst von Polyploiden bekannt ist (NARAYANAN 1951). Bemerkenswerter ist der von DUNCAN (1945) beschriebene Fall von aneuploiden Chromosomenzahlen in Wurzelspitzenmitosen von *Paphiopedilum Wardii*, die darauf zurückgeführt werden, daß vornehmlich drei morphologisch erkennbare Chromosomen infolge eines von dem übrigen Chromosomensatz etwas verschiedenen Teilungsrhythmus zum Teil häufiger als 2mal auftreten. Wenn also die Anomalie auf drei sich abnorm verhaltende Chromosomen zurückgeführt wird, so ist die Besonderheit dieses Falles damit aufgezeigt. In unseren Fällen liegt kein anomales Verhalten einzelner Chromosomen vor, sondern alle Chromosomen sind in ihrem Verhalten (ursprünglich jedenfalls) gleichwertig. Auch die neuerdings mitgeteilte Inkonstanz der somatischen Chromosomenzahl beim Menschen (THERMAN u. TIMONEN 1951)[1] mit einer Variabilität von 4 bis etwa 100 ist insofern nicht recht mit unserem Fall vergleichbar, als es sich dort um Befunde in hochdifferenzierten Geweben, hier aber um Feststellungen innerhalb des Meristems handelt. Überblickt man die Gesamtheit der besprochenen Fälle, so wird jedenfalls offenbar, daß in einigen charakteristischen Fällen gezeigt wurde, daß ein Organismus mit stark variablen Chromosomenzahlen, die nicht gesetzmäßig miteinander im Zusammenhang stehen wie bei der Polysomatie, lebensfähig ist. Das wurde noch vor wenigen Jahren als nicht möglich angesehen. In unserem und wohl auch VAARAMAs Falle ist das um so bemerkenswerter, als es sich hier um Chromosomen handelt, die normalerweise sozusagen „gewöhnt" sind, in einem konstanten Komplement aufzutreten. Dabei dürfen wohl die bei sonst euploiden Pflanzen auftretenden geringfügigen Schwankungen als unbedeutende Anomalien außer acht gelassen werden. Jetzt aber treten diese gleichen Chromosomen in einer mit dem ursprünglichen Ordnungszustand verglichen geradezu chaotischen Unordnung auf. In diesem Punkt scheint auch die weiter oben aufgeführte ± 4n-*Gossypium*-Pflanze mit unseren Fällen vergleichbar zu sein, da aus der Morphologie und dem Verhalten dieser Pflanze in der Meiosis geschlossen wird, daß trotz der angenäherten 4n-Zahlen keine genaue

[1] Diesen Befunden ist inzwischen von SACHS (1954) widersprochen worden.

Duplikation des 2n-Genoms, sondern ein modifizierter Chromosomenkomplex vorliegt.

Betrachten wir auf dem Hintergrund der voraufgegangenen Erörterungen die Hypothese WINKLERs über die Entstehung seines Burdo X aus einer Somatozygote, so muß man bei Einbeziehung der morphologischen und anatomischen Ergebnisse dieser Untersuchung zu dem Schluß kommen, daß sie an Wahrscheinlichkeit nichts gewonnen, vielmehr Erhebliches eingebüßt hat. Das trifft in gleicher Weise naturgemäß für die Chimäre 51 zu. Schon die Tatsache, daß WINKLERs Experiment mit einem durchaus ähnlichen Ergebnis zum zweiten Male gelungen ist, spricht gegen die von WINKLER angenommene Entstehungsweise. Müßte doch die Bildung einer Somatozygote aus einem wahrscheinlich aneuploiden Tomatenkern und einer geringen Zahl Nachtschattenchromosomen (vgl. hierzu die Diskussion bei BRABEC 1949) als ein außerordentlich seltenes Ereignis angesehen werden. Als solches hat es ja auch WINKLER selbst stets betrachtet. Die Wiederholung dieses Ereignisses in ähnlicher Weise und mit ähnlichem Ergebnis macht die Entstehung beider Formen nach dieser Art höchst unwahrscheinlich. Nach den jetzt vorliegenden Erfahrungen machen die cytologischen Befunde an B. X und Ch. 51 den Eindruck eines Verhaltens, wie man es bei experimentell gewonnenen hochpolyploiden Formen findet, wofür etwa VAARAMAs tetraploides *Ribes* oder die durch Colchicin polyploid gewordene Zwiebel (LEVAN 1938) das Modell abgibt. Bei der cytologischen Bearbeitung der WINKLERschen Burdonen wurde noch der Versuch unternommen, die Chromosomensätze der beiden Typen aus wechselnden Anteilen von Tomaten- und Nachtschattenchromosomen zusammengesetzt verständlich zu machen. Dabei ergab sich die Schwierigkeit der Ableitung der beiden Typen voneinander, die nur durch die Annahme eines komplizierten primären chimärischen Aufbaues möglich war. Diese Auffassung erschien dem Verfasser schon damals nicht sehr wahrscheinlich. Eine Deutung der Burdonen als heteroploide Tomatenformen, an die seinerzeit auch wohl gedacht wurde, verbot sich aber aus zweierlei Gründen. Einmal war aus den damals vorliegenden morphologischen Daten die Beteiligung des Nachtschattens nicht mit genügender Sicherheit auszuschließen. Erst die jetzt unterbreiteten vergleichend-anatomischen Befunde haben die geringe Wahrscheinlichkeit einer solchen aufgezeigt. Zum anderen hatten die bis dahin bekannten heteroploiden Tomatenformen (LESLEY 1928) Anlaß zu der Vorstellung gegeben, daß eine so hochgradig aneuploide und mixoploide Pflanzenform, wie sie eine Zusammenfassung beider Burdonentypen erforderte, nicht lebensfähig sein könne. Nun hat aber inzwischen die Erfahrung gezeigt, daß gerade solche mikto-chimärisch aus Zellen mit verschiedensten Chromosomenzahlen zusammengesetzten Organismen sehr wohl zu ge-

deihen vermögen, vergleichsweise offenbar sogar besser als irgendeine stark aneuploide, ihre abweichende Chromosomenzahl aber mehr oder weniger konstant bewahrende Form, jedenfalls bei Tomaten. In solch einem Fall macht sich wohl die Unbalanciertheit des Genoms zu stark nachteilig bemerkbar. Die Bildung aneuploider Rassen innerhalb natürlicher Arten braucht in diesem Zusammenhang wohl nicht erörtert zu werden. Eine so starke intraindividuelle Variabilität ist dort jedenfalls nicht mitgeteilt worden (MÜNTZING 1933, 1940, ÅKERBERG 1939, 1942, LÖVKVIST 1947. NYGREN 1951; REESE 1952). Eine zufriedenstellende Erklärung hinsichtlich der Balanciertheit des Genoms ist in diesen Fällen bisher nicht gegeben worden. In unserem Fall handelt es sich um einen plötzlichen experimentellen Eingriff in eine bestehende Ordnung. Vielleicht kann aber gerade auf diesem Wege ein Beitrag zur Aufklärung der durch natürliche Evolution entstandenen aneuploiden Artsippen geleistet werden.

Man darf die Deutung für die Entstehung des Burdo X und der Chimäre 51 wohl auf folgendem Wege suchen: Bei der Entstehung von Ch. 51 können hochpolyploide, vermutlich etwa octoploide Zellen aus dem Tomatenstengel das Ausgangsmaterial geliefert haben. Nach unserer heutigen Vorstellung von der Polysomatie vieler Pflanzen (D'AMATO 1952a, BRABEC 1953, GEITLER 1940, HOLZER 1952, WULFF 1936, 1940; weitere Literatur insbesondere bei HOLZER) und auf Grund der experimentellen Erfahrungen WINKLERs u. a., die zu triploiden (JÖRGENSEN u. CRANE 1927) und tetraploiden (WINKLER 1916, JÖRGENSEN 1928) Tomatenformen aus Callusgewebe geführt haben, erscheint das keineswegs unmöglich. Dabei muß man aber wohl die alte WINKLERsche Anschauung von der Entstehung der Tetraploiden auf dem Wege der Verschmelzung zweier diploider Zellen (Somatozygote) heute aufgeben. JÖRGENSEN hatte durch seine Regenerationsversuche auch bereits gezeigt, daß der Pfropfvorgang (diesen Weg war WINKLER ja gegangen) dazu nicht erforderlich ist. Der Beweis für die Polysomatie der Tomate ist zwar noch nicht erbracht, aber die vielfachen Befunde über vereinzelt vorkommende polyploide Mitosen, zusammen mit der obengenannten experimentellen Erzeugung von heteroploiden Tomatenformen, machen es doch sehr wahrscheinlich, daß die Tomate polysomatisch ist (vgl. auch D'AMATO 1952b)[1]. Die Annahme von octoploidem Ausgangsgewebe erscheint also vertretbar. Daß gerade hochpolyploide Zellen zu Mitoseanomalien und folglich zur Bildung von aneuploiden Zellen neigen, ist mehrfach gezeigt worden (LEVAN 1938, 1940, VAARAMA 1948, BROWN 1947).

[1] *Anmerkung bei der Korrektur*: Die Polysomatie des Tomaten-Stengelgewebes ist jetzt eindeutig durch FENZL und TSCHERMAK-WOESS bewiesen worden.

Ausgehend von 8n-Gewebe mit 96 Chromosomen kann durch anomale Mitosen, vielleicht mit multipolarer Spindelbildung in ähnlicher Weise, wie es von LEVAN bei *Allium* beschrieben worden ist, die ganze Skala der Chromosomenzahlen bis unter die 4n-Zahl (48) hinunter entstanden sein. Der vorläufig erreichte Zustand scheint dabei ungefähr dem der 6n-Stufe zu entsprechen. Darauf lassen die gefundenen Zellgrößen und ganz besonders die Spaltöffnungsgrößen schließen. Im Rahmen der bei Ch. 51 gefundenen Chromosomenzahlen mag das zutreffen, wenn auch vorläufig noch nicht feststeht, wo die Häufigkeitsmaxima liegen. Die mixoploide Beschaffenheit aller Gewebe macht auch manche morphologischen Eigentümlichkeiten, insbesondere die große Formvariabilität, die krause Oberflächenbeschaffenheit, das Mosaik von heller und dunkler grünen Mesophyllanteilen und die Lamina- und Stielverkrümmungen der Blätter verständlich. Auf Grund der cytologischen Gegebenheiten und der Erfahrungen mit WINKLERs Burdo X läßt sich für die weitere Entwicklung der Ch. 51 die Voraussage machen, daß in der Folgezeit höchstwahrscheinlich eine vegetative Aufspaltung in verschiedene Typen von verschiedenem Karyotypus erfolgen wird, wie es beim Burdo X auch geschehen und wie es von BROWN für *Gossypium* und von KOSTOFF für *Nicotiana* beschrieben worden ist. Der Anfang dieser Entwicklung läßt sich ja an den Wurzeln bereits ablesen. Es ist vorher darauf hingewiesen worden, daß weder B. X noch Ch. 51 vegetative Rückschläge zur Tomate hervorgebracht haben. Ausgeschlossen ist es aber nicht, daß sich irgendwann einmal ein euploider Chromosomensatz stabilisiert und einen der Ausgangsform ähnlichen „Rückschlag" liefert, der jedoch keineswegs mit ihr identisch zu sein braucht (WINKLER 1921). Die Lebensfähigkeit der sich heraussondernden Typen wird von dem jeweiligen Chromosomen- und Genkomplement abhängen und dabei gleichzeitig offenbaren, welches Maß an Aneuploidie und Unbalanciertheit des Genoms noch tragbar ist. Die Karyologie der vegetativ gebildeten Typen dürfte im Vergleich zu dem gegenwärtigen Zustand erheblich vereinfacht sein. Es ist auch durchaus denkbar, daß in diesem oder jenem Typ allmählich eine Genomstabilisierung stattfinden und ein gewisses Maß von Fertilität auftreten wird. Die verhältnismäßig reichliche Fruchtbildung bei Ch. 51 und der wenn auch zögernde Übergang von völliger Unfruchtbarkeit zur Parthenokarpie bei B. X lassen dies erhoffen.

An der Entstehungsweise des Burdo X bleibt nach wie vor einiges rätselhaft. Die Chromosomenzählungen in der Epidermis der Monektochimäre, aus der der spätere Burdo X hervorgegangen war, und in den zuerst entstandenen Vollburdonenexemplaren hatten 52—56 Chromosomen ergeben. Habitus und Morphologie entsprachen aber dem Typus II, dem später die Chromosomenzahl 42 (39—47) zugeordnet werden

konnte. Es ist auch nicht ersichtlich, in welchem Ausmaß die Chromosomenzählungen von Winkler durchgeführt wurden. Man muß heute wohl annehmen, daß ursprünglich die ganze Skala von Chromosomenzahlen zwischen 39 und 56 vorhanden gewesen ist und zufällig nur die höheren Zahlen erfaßt worden sind. Es bleibt zwar etwas merkwürdig, aber eine Rekonstruktion ist ja nur aus den heutigen Gegebenheiten möglich, die Ch. 51 bietet. Die vegetative Sonderung in die beiden Typen ist dann ohne weiteres verständlich. Wir dürfen aus dem Ergebnis wohl schließen, daß ein 42- bzw. 52chromosomiges Tomatenkomplement ein für die vegetative Entwicklung ausreichendes Maß an Balanciertheit bedeuten. Dabei erweist sich das 42chromosomige als dem 52chromosomigen überlegen. In beiden Komplementen ist aber die Genbalance für eine sexuelle Reproduktion anscheinend nicht ausreichend.

Letzten Endes muß also wohl Winklers großangelegter Versuch, auf dem Wege der Pfropfung eine Somatozygote und so einen echten vegetativen Bastard (Burdo) zu gewinnen, als gescheitert angesehen werden. Es erscheint, je weiter die Untersuchung fortschreitet, immer unwahrscheinlicher, daß an Winklers Burdo noch etwas Nachtschattenartiges zu entdecken sein wird. Es sei daran erinnert, daß umfangreiche Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit bei einer großen Zahl von Pflanzenarten aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen den eigentlichen Pfropfbastardierungsversuchen voraufgegangen waren. Nachdem dieser Versuch an so ausgesucht günstigem Material mißlungen ist, muß die Wahrscheinlichkeit, überhaupt jemals zu einer Somatozygote und damit zu einem echten vegetativen Bastard zu gelangen, als äußerst gering angesehen werden. Man soll sich zwar vor dem Wort „unmöglich" hüten, aber es scheint damit doch dem Leistungsvermögen vegetativer Zellen höherer Pflanzen zu viel zugemutet zu werden. Um zum Ziel gelangen zu können, müßten wir schon erst den Mechanismus zu beherrschen lernen, der eine vegetative Zelle in eine reproduktive umwandelt, und dann wäre es, in des Begriffes ursprünglicher Bedeutung, schon keine „vegetative Bastardierung" mehr.

Zusammenfassung.

1. Durch Wiederholung des Winklerschen Pfropfungsexperiments unter Beteiligung der Winklerschen reinen Linie B von *Solanum nigrum* L. und einer Sippe von *Lycopersicum pimpinellifolium* Mill. ist es gelungen, eine Pflanze zu gewinnen, die große Ähnlichkeit mit dem Winklerschen Burdonenmaterial aufweist.

2. Die neue, als „Chimäre 51" bezeichnete Pflanze ist ihren morphologischen Merkmalen nach zwischen die Winklerschen Burdonentypen I und II einzuordnen und steht dem Typ I morphologisch näher

als dem Typ II. Sie unterscheidet sich von ihm durch die bessere Bewurzelungsfähigkeit und die bessere Wüchsigkeit. Von beiden WINKLERschen Typen unterscheidet sich Chimäre 51 durch die reichlichere parthenokarpe Fruchtbildung. Chimäre 51 stimmt in der völligen Sterilität mit den WINKLERschen Pflanzen überein.

3. Eine metrische Analyse der wichtigsten Blütenmerkmale hat ergeben, daß die Blüten von Ch. 51 und B. X modifizierte Tomatenblüten sind und keine Ähnlichkeit mit den Nachtschattenblüten haben.

4. Der Vergleich zwischen Chimäre 51, Burdo X und ihren Ausgangsformen in mehreren anatomischen Merkmalen hat in allen Fällen keine Übereinstimmung mit *Solanum nigrum*, hingegen eine ausgesprochene Tomatenähnlichkeit ergeben. Einige anatomische Besonderheiten werden als Folge der Heteroploidie angesehen. Burdo X muß auf Grund der vorgefundenen Zellgrößen als hungerwüchsig angesehen werden. Im übrigen sind beide Pflanzenformen als annähernd hexaploid zu betrachten.

5. Chimäre 51 zeigt, ähnlich Burdo X, aber in noch stärkerem Maße, variable Chromosomenzahlen. In Wurzelspitzen variieren die Zahlen zwischen 42 und 85. Ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen den gefundenen Zahlen, etwa im Sinne von Polysomatie, ist nicht nachzuweisen.

6. Starke Meiosisstörungen sind vermutlich die Ursache der Sterilität von Chimäre 51.

7. Auf Grund der morphologischen und anatomischen Befunde wird es als sehr unwahrscheinlich angesehen, daß WINKLERS „Burdo X" als echter Burdo, entstanden aus einer Somatozygote, anerkannt werden kann. Es wird für wahrscheinlicher gehalten, daß B. X und Ch. 51 durch Regeneration aus hochpolyploiden Zellen unter Verminderung der Chromosomenzahlen infolge von Mitoseanomalien entstanden sind.

8. Auf Grund der Erfahrungen mit WINKLERS Material und der gegebenen karyologischen Situation ist zu erwarten, daß Chimäre 51 im Laufe der Zeit vegetativ in verschiedene morphologisch und karyologisch unterscheidbare Typen aufspalten wird.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Joachim-Jungius-Gesellschaft der Wissenschaften zu Hamburg durchgeführt. Für die Herstellung der Mikrophotographien wurde ein von der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellter Mikrophotoaufsatz benutzt.

Literatur.

ÅKERBERG, E.: Apomictic and sexual seed formation in *Poa pratensis*. Hereditas (Lund) **25**, 359—370 (1939). — Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *Poa alpina*. Hereditas (Lund) **28**, 1—126 (1941). — D'AMATO, F.: New evidence on endopolyploidy in differentiated plant tissues. Caryologia (Pisa) **4**, 121—144 (1952a). — Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. Caryologia (Pisa) **4**, 311—358 (1952b). — BAJER, A.: Cytological

studies on *Cochlearia Tatra* Borb. Bull. internat. Acad. pol. Sci., Cl. Sci. math. et natur., Sér. B **1952**, 89—118. — Barthelmess, A.:Mutationsversuche mit einem Laubmoos, *Physcomitrium piriforme*. II. Morphologische und physiologische Analyse der univalenten und der bivalenten Protonemen einiger Mutanten. Z. Vererbungslehre **79** (1941). — Bleier, H.: Bastardkaryologie. Bibliogr. Genet. **11**, 393—489 (1934). — Brabec, F.: Zytologische Untersuchungen an den Burdonen *Solanum nigrum-lycopersicum*. Planta (Berl.) **37**, 57—95 (1949). — Über Polysomatie in der Wurzel von *Bryonia*. Chromosoma **6**, 135—141 (1953). — Brown, M. S.: A case of spontaneous reduction of chromosome number in somatic tissue of cotton. Amer. J. Bot. **34**, 384—388 (1947). — Dermen, H.: Periclinal cytochimeras and histogenesis in cranberry. Amer. J. Bot. **34**, 32—43 (1947). — Duncan, R. E.: Production of variable aneuploid numbers of chromosomes within the root tips of *Paphiopedilum Wardii*. Amer. J. Bot. **32**, 506—509 (1945). — Fenzl, E., u. E. Tschermak-Woess: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der Angiospermen. Österr. Bot. Z. **101**, 140—164 (1954). Geitler, L.: Die Polyploidie der Dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 131—142 (1940). — Glustschenko, I. J.: Die vegetative Hybridisation von Pflanzen. Berlin: Verlag Kultur u. Fortschritt 1950. — Grau, E.: Untersuchungen über die Regeneration der Vegetationspunkte an abgeschnittenen Sprossen im Hinblick auf die Bildung der Pfropfbastarde. Diss. Königsberg 1917. — Holzer, K.: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. Österr. bot. Z. **99**, 118—155 (1952). — Huskins, C. L., and K. C. Cheng: Segregation and reduction in somatic tissues. J. Hered. **41**, 13—18 (1950). — Jörgensen, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the Genus *Solanum*. J. Genet. **19**, 133—211 (1928). — Jörgensen, C. A., and M. B. Crane: Formation and morphology of *Solanum* chimeras. J. Genet. **18**, 247—273 (1927). — Kattermann, G.: Zytologische Notiz über Weizen-Roggen-Bastarde. Z. Pflanzenzüchtg **19**, 183 (1934). — Kostoff, D.: A chromosomal chimera in tobacco. J. Hered. **21**, 445—448 (1930). — Krüger, M.: Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an den Fruchtknoten und Früchten zweier *Solanum*-Chimären und ihrer Elternarten. Planta (Berl.) **17**, 372—436 (1932). — Lange, F.: Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger *Solanum*-Chimären und ihrer Elternarten. Planta (Berl.) **3**, 13—282 (1926). — Lebedeva, N. A.: Änderung der Chromosomenzahl unter dem Einfluß der Pfropfung. Agrobiologija **1949**, H. 3. — Lesley, J. W.: A cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. Genetics **13**, 1—43 (1928). — Lesley, J. W., and M. M. Lesley: A cytogenetic study of a pleiotropic mutant of the tomato (*Lyc. esculentum* L.). J. Hered. **43**, 273—276 (1952). — Levan, A.: The effect of colchicine on root mitoses in *Allium*. Hereditas (Lund) **24**, 471—486 (1938). — Lövkwist, B.: Chromosome studies in Cardamine. Hereditas (Lund) **33**, 421 (1947). — Mayer-Alberti, M.: Vergleichende Untersuchungen über den Blattbau einiger *Solanum*-Pfropfbastarde. Diss. Hamburg 1924. — Menzel, M. J.: Polygenomic Hybrids in *Gossypium*. III. Somatic reductions in a phenotypically altered branch of a three-species hexaploid. Amer. J. Bot. **39**, 625—633 (1952). — Menzel, M. J., and M. S. Brown: Polygenomic hybrids in *Gossypium*. II. Mosaic formation and somatic reduction. Amer. J. Bot. **39**, 59—68 (1952). — Müntzing, A.: Apomictie and sexual seed formation in *Poa*. Hereditas (Lund) **17**, 131—154 (1933). — Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. Hereditas (Lund) **26**, 115—189 (1940). — Nygren, A.: Form and biotype formation in *Calamagrostis pupurea*. Hereditas (Lund) **37**, 519—532 (1951). — Plotnikowa, F. W.: Cytologische Untersuchungen der Weizen-Roggen-Bastarde. I. Anomale Kernteilung in somatischen Zellen. Planta (Berl.) **16**, 174—177 (1932).— Reese, G.: Hochgradige Dysploidie bei *Caltha palustris* L. Planta (Berl.) **41**, 195—196 (1952). — Sachs, L.: The chromosomal constancy of the normal mamma-

lian uterus. Heredity (Lond.) **8**, 117—124 (1954). — Satina, S.: Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development and structure of the ovule. Amer. J. Bot. **32**, 72 (1945). — Satina, S., A. F. Blakeslee and A. G. Avery: Demonstration of the three germ layers in the shot apex of Datura by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. Amer. J. Bot. **27**, 895 (1940). — Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to the development of leaf and flower. Amer. J. Bot. **28**, 862 (1941). — Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development of the carpel. Amer. J. Bot. **30**, 9 (1943). — Schwanitz, F.: Einige kritische Bemerkungen zur Methode der Bestimmung der Polyploidie durch Messung der Pollen- und Spaltöffnungsgröße. Züchter **22**, 273—275 (1952). — Die Zellgröße als Grundelement in Phylogenese und Ontogenese. Züchter **23**, 17—44 (1953). — Straub, J.: Quantitative und qualitative Verschiedenheiten innerhalb von polyploiden Pflanzenreihen. Biol. Zbl. **60**, 659—669 (1940). — Thermann, E., and S. Timonen: Inconstancy of the human somatic chromosome complement. Hereditas (Lund) **37**, 519—532 (1951). — Tischler, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. II, 2. Aufl., 2. Hälfte, Kernteilung und -verschmelzung. Berlin 1951. — Ullrich, J.: Variationsstatistische Untersuchungen an Blättern. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 322—332 (1953). — Vaarama, A.: Spindle abnormalities and variation in chromosome number in *Ribes nigrum*. Hereditas (Lund) **35**, 136—162 (1949). — Wettstein, F. v.: Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. Erg. Biol. **2**, 311—352 (1927). — Wilson, G. B., and K. C. Cheng: Segregation and reduction in somatic tissues. J. Hered. **40**, 3—6 (1949). — Wilson, G. B., M. E. Hawthorne and T. M. Tsou: Spontaneous and induced variations in mitosis. J. Hered. **42**, 183—189 (1951). — Winkler, H.: *Solanum tübingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. dtsch. bot. Ges. **26**, 595—608 (1908). — Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. f. Bot. **8**, 417—531 (1916). — Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. Z. Vererbungslehre **27**, 244—245 (1921). — Über zwei *Solanum*-Chimären mit Burdonenepidermis. Planta (Berl.) **21**, 613—656 (1934). — Über einen Burdonen von *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum*. Planta (Berl.) **27**, 680—707 (1938). — Woess, F. v.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem an *Arenaria serpyllifolia* und *Arenaria Marschlinsii*. Z. Vererbgslehre **79**, 444—472 1941). — Wulff, H. D.: Die Polysomatie der Chenopodiaceen. Planta (Berl.) **26**, 275—290 (1936). — Die Polysomatie des Wurzelperiblems der Aizoaceen. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 400—410 (1940).

Priv.-Doz. Dr. Franz Brabec, Staatsinstitut für allgemeine Botanik, Hamburg 36, Jungiusstr. 6.

Planta, Bd. 44, S. 607—635 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck.

DIE KÄLTERESISTENZ MEDITERRANER IMMERGRÜNER UND IHRE BEEINFLUSSBARKEIT.

Von

WALTER LARCHER.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. August 1954.)

Während sich in der kaltgemäßigten Zone alle einigermaßen frostempfindlichen Holzpflanzen durch Abwerfen des Laubes der Winterkälte und -dürre entziehen, sind die Immergrünen im Mittelmeergebiet vollbelaubt der Frosteinwirkung ausgesetzt. Da experimentelle Untersuchungen über die winterliche Kälteresistenz der Blätter von Pflanzen aus dem mediterranen Florengebiet noch völlig fehlen, wurde versucht, diese Lücke wenigstens zum Teil auszufüllen und darüber hinaus folgende Fragen zu klären:

1. Gibt es einen Jahresgang der Frosthärte, wie er von Immergrünen Mittel- und Nordeuropas bekannt ist, auch bei jenen aus dem Mittelmeerraum? Wenn ja,

2. wieweit ist dieser durch den jahreszeitlichen Klimawechsel, bzw. wieweit ist er auch endogen geregelt?

A. Klima und Vegetation im Untersuchungsgebiet.

Im Sinne des Untersuchungsprogramms — Beobachtung der Kälteresistenz mediterraner Immergrüner am natürlichen Standort und ihre Beeinflußbarkeit — wurden die Pflanzenproben von einem möglichst weit nach Norden vorgeschobenen Vorposten der mediterranen Vegetation bezogen. Als solcher konnte kein besserer gefunden werden als das Gebiet an den Ufern des Gardasees. Dieser See ist der wärmste aller oberitalienischen Alpenrandseen, die ALT (1932, S. 140) zusammen mit ihrer Umgebung treffend als „vorgeschobene klimatische Oasen" bezeichnet, „die gegen die im Süden gelegene Poebene erhebliche Begünstigung aufweisen". Relativ hohe Gebirgsumrahmung (Gardasee 65 m MH, Cima di Val Dritta des Monte Baldo 2218 m MH) schützt das Seebecken und seine Uferzone vor dem Übergreifen des rundum rauheren Klimas, so daß während des ganzen Winters der temperierende Einfluß der großen Wasserfläche wirksam bleibt. Und das nicht nur am besonders warmen Westufer mit seinen bekannten, winters allerdings zeitweise gedeckten Citronengärten; auch nach Norden erstreckt sich der mildernde Einfluß der Seeluft bis etwa 6 km über das Ufer hinaus

in die Talebene von *Riva* und *Arco* (Abb. 1). Bei Arco fügen sich zwischen die beiden westlich und östlich des Sees nord-süd-streichenden Gebirgszüge etwa 1100 m hohe, felsige Vorberge mit teils steilen Süd- und Ostabbrüchen als Talabschluß ein, wodurch eine auf drei Seiten von Kalkgebirgswällen eingeschlossene, windgeschützte Landbucht entsteht, die nur nach Süden gegen den See hin breit offen ist. In den nördlichen

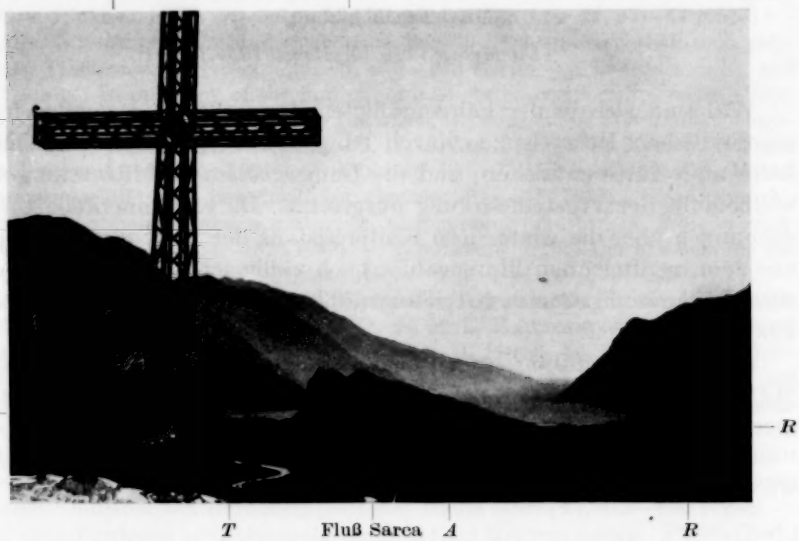


Abb. 1. Blick nach Süden über das Talbecken von Riva (*R*) und Arco (*A*) von einer Erhebung (Monte Calodri) der nördlichen Vorberge aus. Links die Gebirgskette des Monte Baldo (östlicher Rahmen des Talbeckens), rechts der westliche Gebirgszug. Östlich (links) von dem isoliert aus der Talsohle aufragenden Monte Brione liegt am Seeufer die Ortschaft Torbole (*T*).

Rahmen dieser Landbucht schneiden lediglich die beiden sehr schmalen Zugänge einerseits ins Vorderjudikarien über Tenno, andererseits ins Sarcatal ein. Das als Einfallstor bedeutendere Sarcatal mündet jedoch so weit östlich ins Becken, daß der Hauptstrom der an Klartagen morgens vom Land zum See und mittags und nachmittags vom See her in Richtung Nord wehenden Luftströmung nicht gleichmäßig über das ganze Talbecken von Torbole, Riva und Arco fließt, sondern zum größten Teil dem Ostrand des Beckens folgt und zwischen diesem und dem östlichen Steilabfall der 376 m MH hohen, isoliert aus der Talsohle emporragenden Felsscholle des Monte Brione, bei Torbole Anschluß an den See findet. Der größere Teil des Beckens zwischen Monte Brione und der westlichen Gebirgsumrahmung wird zwar regelmäßig an Klartagen am frühen Nachmittag vom Seewind überflossen, jedoch nur äußerst

selten von Nord nach Süd überweht. Aus dem Zusammenwirken von Windschutz gegen Norden und Nordwesten und der Wärmespeicherung des Sees und nicht zuletzt auch dank der ausgiebigen Erwärmung der steilen Hanglagen bei niederem Sonnenstand ergibt sich im Becken von Riva und Arco westlich des Monte Brione ein relativ warmes, sehr ausgeglichenes Winterklima.

Die klimatisch begünstigte Zone hebt sich im Winter besonders nach Schneefall deutlich ab; da Schnee auf der Talsohle nur ausnahmsweise, und dann auch nur sehr kurzdauernd liegenbleibt, zeichnet sich scharf eine Schneegrenze ab, deren Verlauf bestens und übersichtlich das warme Klimagebiet von jenen Lagen trennt, die nicht mehr unter dem mildernden Einfluß der Seeluft stehen. Bei solcher Gelegenheit wird deutlich, daß die Grenze zwischen rasch abschmelzendem und länger liegenbleibendem Schnee im allgemeinen recht genau mit der Anbaugrenze des Ölbaums (*Olea europaea*, ssp. *sativa*) und auch der Höhengrenze der *Quercus-Ilex*-Bestände zusammenfällt.

Die Flora entspricht der klimatischen Sonderstellung: In Hanglagen, die im Winter bekanntlich überall (Geiger 1942) wärmer sind als Talsohlen, wo sich abströmende Kaltluft sammeln kann, gedeiht ausgezeichnet der Ölbaum. Die landwirtschaftlich nicht genutzten Gebirgsflanken jedoch sind dicht bestanden von *Quercus-Ilex*-Gestrüpp. Dazu gesellen sich neben zahlreichen submediterranen und südalpinen Arten als eumediterrane Elemente *Artemisia alba*, *Coronilla scorpioides*, *Cercis siliquastrum*, *Tamus communis*, *Aristolochia rotunda* und eine bemerkenswert große Zahl von Orchideen. Überall sind verwildert *Laurus nobilis* und *Nerium Oleander* anzutreffen. Auffallenderweise *fehlen* jedoch sehr viele im Mittelmeergebiet häufige und bestandbildende Pflanzen, die sich in Gärten und Parks am nördlichen Gardaseeufer üppig entwickeln, außerhalb dieser völlig, wie beispielsweise fast alle Hartlaubgewächse der mediterranen Macchie, von denen *Erica arborea*, *Phillyrea angustifolia*, *Rhamnus alaternus* u. a. bereits am Westufer des Gardasees von Gargnano südlich, ebenso wie *Cistus*arten, *Rubia peregrina* u. a. spontan vorkommen (Schröter 1936).

Diese Flora kennzeichnet also das Talbecken von Riva—Arco als „fast mediterranen" Standort, als Zwischenglied zwischen eumediterraner Eichenregion einerseits und Flaumeichenregion andererseits.

Der Vergleich des Temperaturklimas unseres Gebietes mit dem von Stationen nahe der Nordgrenze des eigentlichen geschlossenen mediterranen Florengebietes läßt diese Zwischenstellung klimatologisch erfassen (Tabelle 1).

In obiger Reihe vertritt Genua den Typus des Temperaturklimas am Rande des eumediterranen Florengebietes (de Philippis 1937, Giacobbe 1949) jedoch noch eindeutig innerhalb desselben. Die übrigen Stationen liegen an dessen Grenze. Während hinsichtlich ihrer Jahresmitteltemperatur Riva und Arco hinter den Grenzstationen Pola,

Tabelle 1. *Langjährige Temperaturmittel und -minima von verschiedenen Stationen am Rande des mediterranen Florengebietes und von Riva und Arco.*

Station	Jahres-mittel-temperatur	Mittel-temperatur des kältesten Monats	Mittel der absoluten Jahres-minima	Absolutes Minimum des Beobachtungs-zeitraums	Mittel-temperatur $< +5°$ C im Jahr
Riva, 70 m MH 45° 53′ N 10° 50′ E	12,9° C [1]	+ **2,8°** C [1]	—3,8° C [1]	— 7,3° C (1879) — 7,4° C (1891) [1] — **12°** C (1929) [5]	**3 Monate** [1]
Arco, 91 m MH 45° 55′ N 10° 53′ E	12,8° C [1]	+ **2,2°** C [1]	—3,9° C [1]	— 7,0° C (1888) — 7,0° C (1891) [1]	**3 Monate** [1]
Pola, 82 m MH 44° 52′ N 13° 51′ E	13,6° C [2]	+ **4,9°** C [2]	—4,3° C [2]	— **12°** C (1929) [3]	1 Monat [2]
Genua, 54 m MH 44° 25′ N 8° 55′ E	15,5° C [2]	+ **7,5°** C [2]	—1,3° C [2]	— 8,0° C (1929) [3]	keine [2]
Nizza, 340 m MH 43° 43′ N 7° 18′ E	13,5° C [4]	+ **6,5°** C [4]	—2,2° C [4]	?	keine [4]
Montpellier 36 m MH 43° 37′ N 3° 53′ E	13,4° C [4]	+ **5,1°** C [4]	—8,8° C [4]	— **16**, 1° C [4]	keine [4]

[1] nach DALLA TORRE (1913); [2] nach KÖPPEN-GEIGER (1932); [3] nach DE PHILIPPIS (1937); [4] nach WALTER (1949); [5] nach Aufzeichnungen des Klimabeobachters PERINI, Riva sul Garda.

Nizza und Montpellier kaum zurückstehen, sich im Vergleich der langjährigen Mittel der absoluten Jahresminima gegenüber Pola als merklich, gegenüber Montpellier als sehr viel milder erweisen, deutet der Vergleich der Mitteltemperaturen des kältesten Monats ebenso wie die Dauer des Zeitraums mit Tagesmitteln unter + 5° C den wesentlichen Unterschied zwischen dem Klima von Arco—Riva und dem der mediterranen Grenzstationen an: An der Nordgrenze der Macchienregion liegen die Monatsmittel selbst im kältesten Monat bei wenigstens + 5° C; im Becken von Riva und Arco hingegen ist die Monatsmitteltemperatur nicht nur während des kältesten Monats bedeutend tiefer (+ 2,8° C bzw. + 2,2° C), sie verweilt auch rund 3 Monate lang unter + 5° C! Die Winter am Nordufer des Gardasees sind zwar in ihren Extremen nicht strenger als in Stationen nahe der Nordgrenze des mediterranen Hartlaubgebietes, jedoch bleiben die Tagesmaximaltemperaturen während der Wintermonate stets tiefer als dort, der Winter ist *rauher* und auch *länger*, herrscht doch in Riva und Arco volle 3 Monate eine Mitteltemperatur, die niedriger als

oder gleich der Mitteltemperatur des kältesten Monats am Nordrand der mediterranen Region s.str. ist.

Soweit immergrüne Mittelmeerpflanzen überhaupt Kälteanpassungen zeigen, kann man sie am ehesten bei solchen erwarten, die unter Temperaturbedingungen gedeihen, wie sie am nördlichen Gardaseeufer herrschen.

B. Material.

Die Pflanzenproben wurden teils in natürlichen Beständen oder Kulturen der näheren Umgebung von Riva gesammelt, teils Exemplaren in Gärten der Stadt selbst entnommen. Im Fall wiederholter Untersuchungen zu verschiedenen Jahreszeiten wurde stets auf dieselben markierten Individuen zurückgegriffen.

I. Mediterrane Coniferen.

1. Pinus Pinea L. Etwa 4 m hoher, rund 30jähriger Baum mit prächtig entwickelter, noch dichter, geschlossener Krone auf sonnigem, geschütztem Ort in unmittelbarer Seenähe. Zu den Frosthärteprüfungen wurden Nadelpaare, und zwar stets drei Jahrgänge einschließlich des letzten Zuwachses sowohl von den sog. Langtrieben als auch getrennt von diesen die dunkleren, dünneren „Kurztriebnadeln" verwendet, die im schattigen Kroneninneren an hängenden Zweigen sitzen. In der Nähe der Versuchspinie stehen

2. Cedrus atlantica Manetti und *Cedrus Deodara* Loud., 6—8 m hohe Bäume mit kräftigen dichtnadeligen Kurztrieben. Für orientierende Versuche wurden außerdem Kurztriebe von 3—4 m hohen *Cedrus atlantica*- und *C. Deodora*-Bäumchen genommen, die seit mehreren Jahren nördlich der Gewächshäuser im Botanischen Garten der Universität Innsbruck winterschattig stehen und bisher gesund oder höchstens mit geringen Nadelschäden völlig frei überwintert hatten.

3. Cupressus sempervirens L., ein junges etwa 4 m hohes Exemplar der Horizontalform mit sehr stark offener Krone wurzelt am Fuße der sonnigen Westflanke des Monte Brione etwa 20 m über der Talsohle in einer leichten Geländemulde, somit etwas windgeschützt. Von *Cupressus* dienten zu den Versuchen Triebstücke, auf denen wenigstens drei, oft auch mehr Jahrgänge von Schuppenblättern saßen.

II. Mediterrane Hartlaubgewächse.

1. Laurus nobilis L. Unweit vom Wuchsort der Horizontalzypresse stehen verwildert mehrere stattliche, 2—3 m hohe Lorbeerbüsche. Ständige Nutzung durch die Bevölkerung führte durch lebhaften Stockausschlag zu einem dichten, fast undurchdringlichen Gestrüpp, worauf die ursprünglichen Haupttriebe sich ungestört zur Baumform entwickelten. Für die Versuche wurden Zweige aus dem Kronenraum einer besonders großen männlichen Pflanze abgeschnitten. Stockausschläge wurden nie verwendet.

2. Quercus Ilex L. Steineichen bedecken die steilen, steinigen Kalkhänge westlich von Riva in erster Linie in Form eines dichten Buschwaldes, doch sind auch niederstämmige Bäumchen anzutreffen. Es handelt sich um eine besonders windstille Lage, die im Winter bis gegen 13 Uhr, im Sommer bis gegen 15 Uhr besonnt ist, später in Schatten gelangt, da die Sonne durch den steil aufragenden Kegel des Rocchetta-Berges am Westufer des Sees abgeschirmt wird. Bei tiefem Sonnenstand im Winter genügen aber die wenigen Sonnenstunden um die zum Strahleneinfall fast senkrecht stehenden Hänge recht erheblich zu erwärmen. Von einem ziemlich frei stehenden kleinen Bäumchen wurden Zweigproben für die Untersuchungen

gesammelt, die kleine, oberseits dunkelgrüne, nahezu ganzrandige und nur kümmerlich bewehrte Blätter trugen. Stockausschläge desselben Baumes besaßen hingegen bis mehr als doppelt so große, heller grüne Blätter mit deutlich gezähntem Rand.

3. Olea europaea L., ssp. *sativa* HOFF. et LINK. Wenig nördlich des *Quercus-Ilex*-Hanges zieht sich ein größerer Ölgarten auf dem terrassierten Gelände bis gegen die dort in etwa 200 m MH verlaufende Höhengrenze der Ölbaumkultur. Die Zweigproben entstammen mehreren auf derselben Terrasse (etwa 90 m MH) stockenden jungen Bäumchen der Sorte „Frantoio" mit verhältnismäßig großen, länglich eiförmigen Blättern von saftigem Aussehen. Auch von *Olea* wurden stets reife ein- und zweijährige Blätter, und wenn vorhanden, auch die noch unausdifferenzierten zarten, jüngsten Blätter untersucht.

4. Die Sklerophyllen *Arbutus Unedo* L., *Viburnum Tinus* L. und *Nerium Oleander* L. standen frei in verschiedenen Gärten Rivas: *Arbutus Unedo* als 3 bis 4 m hoher Strauch nahe am Seeufer, *Viburnum Tinus* als kleinerer, etwa mannshoher Busch mit dicklichen, randlich schwach bewimperten Blättern im Inneren der Stadt ebenso wie der fast 6 m hohe Oleanderstrauch.

III. Park- und Zierpflanzen.

1. Palmen. Am Nordufer des Gardasees sind nur zwei von den vielen verschiedenen im Mittelmeergebiet angepflanzten Palmenarten zu finden: *Chamaerops humilis* L., die im Süden des westlichen Mediterranraumes noch spontan vorkommt, und die aus dem subtropischen Japan eingeführte *Trachycarpus Fortunei* (HOOK fil.) WENDL. [*Trachycarpus excelsa* WENDL.]. Während mir von ersterer im Gebiet von Riva nur wenige Exemplare bekannt sind, ist *Trachycarpus* nicht nur als häufig gepflanzter Alleebaum und fast in allen Parks und größeren privaten Gärten anzutreffen; die japanische Hanfpalme verwildert geradezu an einzelnen Stellen, so besonders in der Umgebung von Arco, wo die Samen durch Vögel verschleppt werden, rasch keimen und die Keimlinge gut gedeihen. Einige Fächerblätter von *Trachycarpus* ließen sich also leicht beschaffen, sie wurden einem größeren Exemplar in einem Rivaner Garten entnommen. Die *Chamaerops*wedel bezog ich von einer der Palmen mit gut ausgebildetem Stamm im Park von Riva[1]. Für die Versuche waren immer nur wenige Fächerblätter nötig, da jeweils nur Blattstücke, deren Schnittflächen mit Vaseline verschmiert worden waren, verwendet wurden.

2. Citrus trifoliata L. Von dieser resistentesten aller eingeführten *Citrus*arten stehen zwei kleinere Bäumchen als Zierpflanzen am Rande des Stadtparks von Riva, wenige Meter vom Seeufer entfernt in schattiger, milder Lage[1]. Die stark verdornten, reichen Verzweigungen besitzen eine mächtige Rinde von Chlorenchym, welches die Assimilationstätigkeit fortsetzt, wenn die Zweige des Sommerlaubes entbehren. Zur Bestimmung der Frosthärte wurden zu allen Jahreszeiten die assimilierenden Sprosse herangezogen.

C. Methode.

Zur Feststellung der Kälteresistenz der Blätter und Sprosse wurde auf die Einrichtung zurückgegriffen, die PISEK und SCHIESSL (1947) verwendet und genau beschrieben hatten. Im Prinzip entspricht diese völlig der schon von WINKLER (1913) und ULMER (1937) benützten. Ein Außengefäß — PISEK und SCHIESSL setzten erstmals weitlumige Dewargefäße ein — enthält Eiswasser-NaCl-Gemisch, das je nach dem Mengenverhältnis zwischen Eis und NaCl mit etwas Übung recht gut auf gewünschte Temperatur „gestellt" werden kann. Das Kühlgemisch hält

[1] Der Verwaltung der öffentlichen Parks von Riva, Azienda Autonoma di Soggiorno, Riva, sei auch hier herzlich für ihr Entgegenkommen gedankt.

in Dewars bei richtiger Zubereitung diese Temperatur stundenlang und erwärmt sich hierauf äußerst langsam. In dieses Gemisch gelangen die locker mit den Proben gefüllten Kühlkammern, etwa $^1/_2$ Liter Inhalt fassende Glaszylinder, deren Wände mit Pappe verkleidet sind, um eine direkte Berührung der Blätter mit der Glaswand (die sich rascher als die Kammerluft abkühlt) zu verhindern. Die Kühlkammern sind mit Gummistopfen verschlossen, durch deren Bohrungen ein Thermometer in die Kammer eingeführt und bei Abkühlung der Kammer Druckausgleich gestattet wird.

Aus Vorversuchen war zu ersehen, daß die Kälteresistenz des Laubes mediterraner Immergrüner im Winter in einem Bereich um -10^0 C liegt, was eine Steigerung der bisher bei derlei Messungen eingehaltenen Meßgenauigkeit erforderte. Der Meßfehler darf in diesem Temperaturbereich, sollen feinere Kälteresistenzunterschiede beobachtet werden, höchstens $\pm\,^1/_4{}^0$ C betragen. Überdies war zu beachten, daß in der Mitte der Kammer auch im Bereich von -5 bis -10^0 C die Proben in ungünstigen Fällen um $^1/_2{}^0$ weniger abgekühlt werden als am Rande der Kammer und um fast 1^0 weniger als am Kammerboden[1]. Aus diesem Grunde entschloß ich mich, die Temperatur nicht mit Thermometern, sondern elektrisch zu messen. Zwei oder drei Kupfer-Konstantan-Thermoelemente können bequem an jeder beliebigen Stelle der Kammer ausgelegt werden, mit Hilfe eines Lichtzeigergalvanometers entsprechender Genauigkeit (Firma Goerz, Wien) läßt sich die Messung exakt durchführen und ein 30poliger Kupferumschalter erlaubt raschen Übergang von einem zum nächsten Thermoelement. Der Großteil der Thermoelemente ist so angefertigt, daß damit die Lufttemperatur an der betreffenden Stelle der Kammer gemessen wird: Ein Stückchen Glasrohr schützt die temperaturempfindliche Lötstelle vor jeder Berührung mit der Kammerwand oder Pflanzenteilen, gewährt der Luft jedoch leichten Zutritt. Bei einem kleineren Teil der Thermoelemente wurden die Lötstellen nicht mit Schutzhüllen umgeben; sie wurden auf Blättern befestigt oder in Rinden eingestochen und so die Temperatur der Pflanzenteile direkt gemessen. Es stellte sich dabei heraus, daß zwischen direkt gemessener Blattemperatur und unmittelbar benachbart gemessener Lufttemperatur nach Erreichen des gewünschten Temperaturtiefstpunktes in der Kammer kein Unterschied besteht. Selbstverständlich muß bei dieser Meßanordnung auch die Lage der einzelnen Pflanzenproben in der Kammer genau festgehalten werden.

Ulmer (1937) hatte betont, daß die Proben in den Kühlkammern wenigstens $1^1/_2$ Std auf der jeweils tiefsten Temperatur verweilen müßten, damit die volle Wirkung dieser Temperatur auf die Pflanzen sicher sei. Pisek und Schiessl (1947) hielten das Minimum der einzelnen Temperaturstufen ebenso lange und wiesen überdies nach, daß diese Dauer auch vollauf genüge, denn selbst nach 6—8stündigem Anhalten des Minimums wurden praktisch gleiche Ergebnisse erzielt (Pisek und Schiessl 1947: Tabelle 1). Um die Versuchsergebnisse besser ökologisch auswerten zu können, suchte ich den Abkühlungsgang in den Kammern den natürlichen Verhältnissen möglichst anzupassen. Zwischen Beginn der langsamen Abkühlung und Ende der langsamen Erwärmung bis zum Auftauen vergingen durchschnittlich 18—20 Std; der Tiefstpunkt der Temperatur wurde 2—3 Std konstant gehalten. Längere Fröste als solche sind im Mediterrangebiet selten (Marnier-Lapostolle 1954, S. 46; Messeri 1953, S. 276).

Nach dem Auftauen kamen die Proben in einen kühlen Raum, wo sie gegen direkte Besonnung geschützt, bis zur Schadenkontrolle mit den Schnittflächen in Wasser eingestellt standen.

[1] Arbeitet man mit Temperaturen unter -10^0 C, so ist der Temperaturunterschied zwischen Mitte und Rand bzw. Boden, wie Versuche zeigten, auch nicht größer als $^1/_2$ bzw. 1^0, fällt aber hier weniger ins Gewicht.

Da die Prüfung auf Kälteresistenz an apparative Einrichtungen gebunden war, die mir nur im Innsbrucker Botanischen Institut zur Verfügung standen, mußten größere Zweigmengen in rund 6stündiger Bahnfahrt von den Wuchsorten in und um Riva nach Innsbruck gebracht werden. Dreimal, und zwar im Januar 1953, August 1953 und im Januar 1954 wurden Proben von *Pinus Pinea*, *Cupressus sempervirens*, *Laurus nobilis*, *Quercus Ilex*, *Olea europaea*, *Arbutus Unedo*, *Viburnum Tinus*, *Chamaerops humilis*, *Trachycarpus Fortunei*, *Citrus trifoliata* und außer im Januar 1953 auch von *Cedrus atlantica*, *C. Deodara* und *Nerium Oleander* eingeholt, dazu Ende April 1953 solche von *Pinus Pinea*, *Cupressus sempervirens*, *Laurus nobilis* und *Olea europaea*. Es gelang in beiden Wintern die immerhin ansehnliche Pflanzenmenge sowohl ohne Verweichlichung durch starke Erwärmung der Pflanzen im Innern des Waggons als auch ohne Erfrierungen während des Transports ins Labor zu befördern. Dort wurden die Proben in Angleichung an das in Riva herrschende Klima kühl gehalten, wobei darauf geachtet wurde, daß der Wasserzustand der Pflanzenteile möglichst gleich dem zum Zeitpunkt des Einsammelns bliebe. Um unkontrollierbare Veränderungen beim Lagern der Zweige auszuschließen, mußten die Versuche raschest ausgeführt werden. Sämtliche Versuchsserien konnten im Winter in längstens 6, im Sommer in 4 Tagen abgeschlossen werden. Trotzdem durfte es an Mehrfachbestimmungen zur Sicherung der Ergebnisse nicht mangeln. Durch Verwendung einer großen Zahl gleichzeitig beschickter Kühlkammern und insbesondere auch dank der raschen Temperaturablesung bei thermoelektrischer Messung war es möglich, insgesamt rund 6400 Blätter und 4200 Nadeln zu frieren, davon im Januar 1954 allein rund 2800 Blätter und 2000 Nadeln. Jeder einzelne Frosthärtewert einer Versuchsserie ist durchschnittlich durch 30 bis 40 Blätter oder Nadeln je Art belegt.

Neben den Hauptversuchsserien, in denen die Kälteresistenz des frischen Materials geprüft wurde, liefen meist auch Versuchsreihen, die die Beeinflußbarkeit der Kälteresistenz durch Temperaturbehandlung der Pflanzen zeigen sollten. Die thermische Beeinflussung erfolgte genau so wie bei PISEK und SCHIESSL (1947). Durch 4tägigen Aufenthalt[1] im Kühlschrank (im Sommer bei $-2^0 \pm 1^0$ C, im Winter bei $-7^0 \pm 1^0$ C) wurde versucht, die Zweige einzelner Arten abzuhärten, durch ebenso langes Stehen in feuchter Luft unter Glasstürzen im $+20^0$ warmen Zimmer im Winter zu verweichlichen.

D. Schadenbild und Schadenbemessung.

Frostschäden ließen sich oft schon bei der Entnahme der getauten Proben aus der Kühlkammer, sonst jedenfalls bald nach dem Einfrischen als Verfärbungen gut erkennen. Meist schlägt das dunkle Grün der Blätter in dunkelbraun bis schwarz um, so bei *Olea europaea*, *Quercus Ilex*, *Viburnum Tinus*, *Nerium Oleander*, den *Palmen*, und im Sommer auch bei *Arbutus*blättern und den zwei- und mehrjährigen Schuppenblättern von *Cupressus sempervirens*. Erfrorene *Citrus*rinde ist graugrün; die gleiche Farbe zeigen im Winter *Cupressus*sprosse und *Arbutus*blätter jeden Alters. Zwei- und mehrjährige Nadeln von *Pinus Pinea* und von den beiden *Cedrus*arten werden grünbraun. *Laurus*blätter verfärben sich rostbraun, junge unreife Nadeln von *Pinus Pinea* und den Zedern, ferner auch im Sommer die letzten Zuwächse von *Cupressus* nehmen gelbe bis ocker Töne an. Gleichzeitig werden die betreffenden Pflanzenteile meist weich und senden scharfen Geruch aus, diesen ganz besonders intensiv Nadeln von *Pinus Pinea* und Blätter von *Arbutus* und *Viburnum* (Baldriangeruch). Ob und wie weit die Blätter geschädigt sind, kann man ihnen im allgemeinen rasch ansehen. Ausnahme machen nur *Citrus*rinde und

[1] Dieser Zeitraum hatte sich bei PISEK und SCHIESSL als hinreichend erwiesen.

*Cupressus*sprosse im Winterzustand, bei denen ein Farbumschlag erst nach Tagen bemerkbar wird und dann auch nur bei Gegenüberstellung mit frischen Kontrollen. Um absolut sicherzugehen, wurde in diesen beiden Fällen fluorescenzmikroskopische Untersuchung an Sproßquer- und Rindenlängsschnitten (bei *Citrus*) vorgenommen (LARCHER 1953).

Erfrierungen ergreifen, insbesondere im Winterzustand, keineswegs plötzlich und zur Gänze nach Unterschreiten einer bestimmten Temperatur ein ganzes Organ, vielmehr beginnen die Schäden an kleinen, empfindlichsten Stellen und greifen erst allmählich auf die übrigen Gewebe über. Das gilt zunächst nicht nur für Blätter allein, sondern vor allem für das ganze Individuum. Beobachtungen über die Absterbefolge der einzelnen Organe einer Pflanze an mediterranen Immergrünen (GOLA 1929, SCHIERELI 1950, GLONCHI und SABATIN 1952, OZEROV und CHIRYAYEWA 1952) wie auch meine Versuchsergebnisse stimmen mit solchen an immergrünen Pflanzen aus Mittel- und Nordeuropa (MÜNCH 1928) überein. Blüten, springende Knospen und im Wachstum stehende junge Blätter und Sprosse fallen als erste der Kälte zum Opfer. Bedeutend tiefere Temperaturen erträgt das ausgereifte Laub, mehrjährige Blätter und Nadeln werden jedoch wieder etwas empfindlicher als ein- und zweijährige jüngere (ULMER 1937, LEVITT 1941, GARDNER 1944, PISEK und SCHIESSL 1947, PARKER 1954). Kleine, unausdifferenzierte Blättchen des Herbsttriebes von *Olea*, *Arbutus*, *Viburnum* u. a., die den Winter ohne Weiterentwicklung verbringen, erwerben eine Kälteresistenz, die jener der erwachsenen Blätter gleichkommt. Noch resistenter gegen Kälte als das Laub sind Knospen in Winterruhe und die Rinde.

In engerem Temperaturspielraum, aber trotzdem deutlich faßbar, schreitet die Schädigung auf dem Einzelblatt fort. Hier sind es empfindlichere Zellkomplexe, die als erste zugrunde gehen. Bei stärkerer Abkühlung weiten sich die Schäden aus, bis schließlich die gesamte Blattspreite erfroren ist (Tabelle 2).

Je nach der artabhängig charakteristischen Lage der kälteempfindlichsten Zellkomplexe im Blatt sind zwei Möglichkeiten der Schaden-

Tabelle 2. *Fortschreiten der Frostschäden bei zunehmender Abkühlung. Laurus nobilis*, Winter 1953/54.

— 5° C	Nur Antheren in den ♂ Blütenknospen abgestorben, Blütenhüllblätter gesund.
— 6° C	Blütenknospen restlos tot, die zarten Laubknospen zu 10 bis 20% geschädigt.
— 9° C	Allererste Zwischennervareale der Spreiten erwachsener ein- und zweijähriger Blätter betroffen.
—10° bis —11° C .	Etwa 10—20% der Blattspreite erfroren (verstreute Arealchen, s. Abb. 3!).
—11° bis —12° C .	Ein Drittel bis die Hälfte der Blattspreite tot.
—13° C	Nur mehr kleine Inselchen überlebend.
Unter —13° C . . .	Blätter gänzlich erfroren.

ausbreitung auf Blättern mediterraner Hartlaubgewächse zu unterscheiden.

Der erste Typus mit *Arbutus* als Repräsentanten, besitzt ein besonders frostempfindliches Nervenparenchym. Stets sind daher die Leitbahnen, manchmal zuerst die feinen Verästelungen, dann wiederum als erstes der Hauptnerv mit seinen primären Verzweigungen, der Ursprung von Frostschäden. Wenn das Nervennetz des Blattes schon großenteils zerstört ist, sind die Spreitenbezirke dazwischen in der Regel noch völlig gesund oder doch nur wenig geschädigt

Abb. 2.

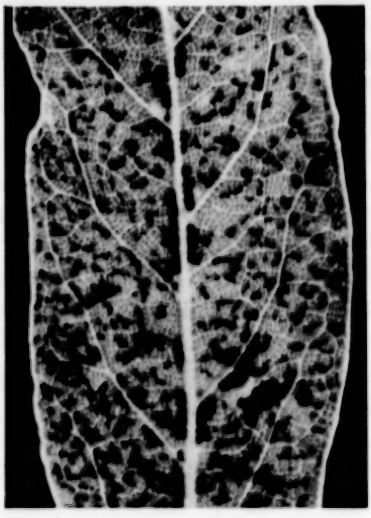


Abb. 3.

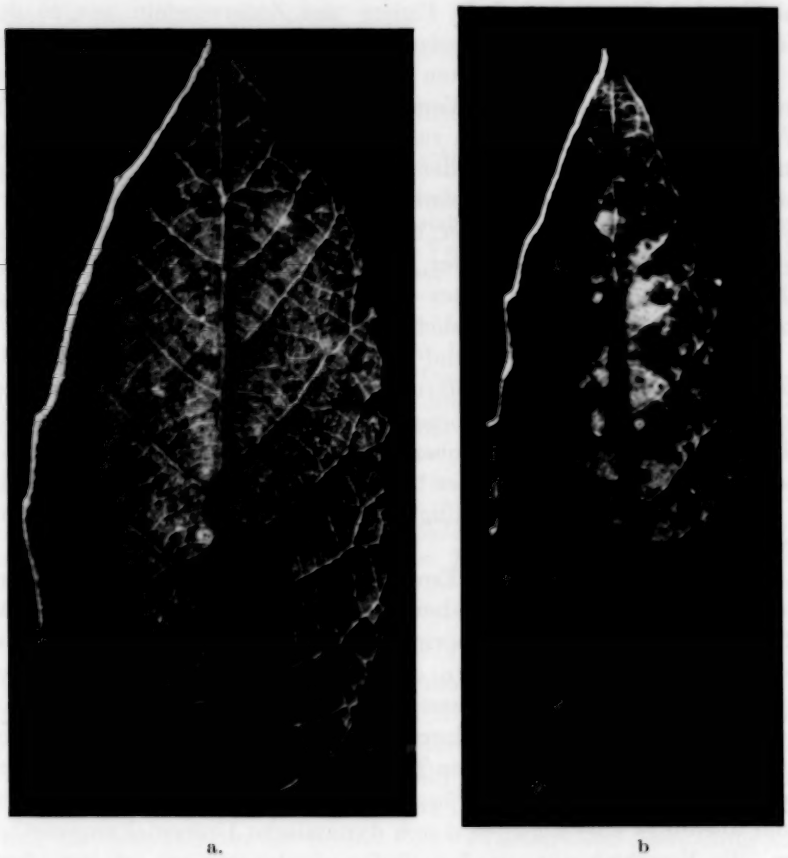
Abb. 2. Blatt von *Arbutus Unedo* L. mit ersten Erfrierungen im Durchlicht. Die völlig tote Blattnervatur hebt sich dunkel gegen die hell durchscheinende gesunde Blattspreite ab. ($1^1/_2\times$ nat. Größe.)

Abb. 3. Frostschäden vom *Laurus*typ: Blatt von *Laurus nobilis* L. Die scharf durch das Nervennetz begrenzten dunklen Flecken sind tote Areale, die Nervatur lebt noch völlig. ($2\times$ nat. Größe.)

(Abb. 2). Infolge unterbundener Wasserzufuhr sind selbstverständlich letzten Endes auch diese Bereiche verloren. Von den untersuchten Arten lassen sich dem *Arbutus*typ *Viburnum*- und *Nerium*blätter im Sommerzustand zuordnen. In gewisser Beziehung ist auch *Cupressus* hier anzuschließen, denn häufig erweisen sich die Schuppenblätter resistenter als das von ihnen umfaßte Leitgewebe des Stengels.

Dem *Arbutus*typ steht der *Laurus*typ gegenüber, bei dem die Frostschäden punktförmig über das ganze Blatt verstreut, zuerst die Spreitenbereiche zwischen den letzten Verästelungen des Nervennetzes treffen (Abb. 3), während die feinen Nervchen, selbst wenn sie zwischen einigen

toten Spreitenarealen verlaufen, zunächst vollkommen intakt bleiben. Das läßt sich nicht nur bei Betrachtung im durchfallenden Licht auf Grund ihrer glasigen Transparenz gegenüber der undurchsichtig gewordenen Umgebung nachweisen, sondern auch dadurch, daß die Wasser-



a. b

Abb. 4 a u. b. Erste Schäden (5—8 % tot, Rest gesund) auf einem „Sonnenblatt" von *Quercus Ilex* L. (3× nat. Größe.) b *Quercus Ilex* L.: Dem Hauptnerv anliegende Bezirke überleben alle anderen Teile des Blattes. ($2^1/_2$× nat. Größe.)

versorgung von vollkommen im toten Spreitengewebe eingeschlossenen lebenden Inseln durch diese Leitbahnen auch weiterhin gesichert ist. Dem *Laurus*typ gehört *Quercus Ilex* an (Abb. 4). Wegen der recht kleinen Zwischennervareale des *Quercus-Ilex*-Blattes sind erste Schäden als winzige über die Spreite verstreute dunkelbraune Punkte zu sehen. Bei stärkerer Beeinträchtigung verschmelzen diese zu zusammenhängenden Flecken, unterbrochen durch die immer noch lebenden Fiedernerven

und Spreitenbereiche in unmittelbarer Nachbarschaft der Nerven (Abb. 4b). Im Winterzustand ist auch bei *Viburnum Tinus* das Nervenparenchym widerstandsfähiger gegen Kälte als die dazwischenliegenden Spreitenzwickel.

Gleichmäßig über Spreite und Nervatur breiten sich die Frostschäden bei *Olea* und auch in Pinien- und Zedernnadeln aus, in den Nadeln in Form von scharf begrenzten Gürteln oder größeren Strecken.

Mit Ausnahme der genannten Sonderfälle schreitet die Schädigung im Sommer bei allen unseren Versuchspflanzen in gleicher Weise wie im Winter fort, jedoch wesentlich rascher. Zwischen dem Erfrieren empfindlichster Zellkomplexe und dem Frosttod des gesamten Blattes liegt im Winter eine Temperaturspanne von rund 4°, in der langsam die Schäden anwachsen, im Sommer, bezeichnenderweise aber auch bei verweichlichtem Material im Winter, ist diese auf rund 2° eingeengt; nach Absinken der Temperatur unter einen bestimmten Schwellenwert ergreifen die Schäden fast plötzlich das ganze Blatt.

ULMER (1937) und PISEK und SCHIESSL (1947) nahmen als Maß für die Frosthärte immergrüner Blätter und Nadeln alpiner Pflanzen jene Temperatur, welche die Blattorgane *zu 15—20% schädigte*. Geringere Abkühlung überstanden die Proben ungeschädigt, weiteres Absinken der Temperatur war mit „merklicher bis 100%iger Schädigung" verbunden.

Es erscheint mir zweckmäßig, darüber hinaus noch zwei weitere Schwellenwerte zu erfassen:

1. Für die Beurteilung der Frostempfindlichkeit einer Pflanze ist es notwendig, auch zu erfahren, bei welcher Temperatur empfindlichste Pflanzenorgane wie Blüten, springende Knospen und im Wachstum stehende Sprosse Schaden leiden, die Masse des Laubes jedoch *eben noch keinerlei Spur von sichtbarer Frostwirkung* zeigt. Das schließt natürlich nicht aus, daß das Laub doch durch die Kälte angegriffen wurde, ja eine Schockung nach Einwirkung von Temperaturen nahe jener, bei der auch äußerlich sichtbare Schädigung beginnt, ist soviel wie sicher. Eine solche kann allerdings ausschließlich durch dynamische Untersuchungsmethoden, die Verschiebungen in den Stoffwechselvorgängen erfassen, festgestellt werden, wie sie MONTFORT und HAHN (1950) bei der Testung der Dürreempfindlichkeit von Farnen und Krautpflanzen anwandten. Diesbezügliche Untersuchungen an meinem Material sind erst angelaufen und es mangelt noch an Werten, weshalb eine Beurteilung der Frostempfindlichkeit vorerst nur auf statische Weise möglich ist.

2. Aus zahlreichen Frostschadenbeobachtungen anläßlich extrem kalter Winter im Mittelmeerraum (GOLA 1929, PAVARI 1932) und an der Schwarzmeerküste (SCHIERELI 1950, GLONCHI und SABATIN 1952, OZEROV und CHIRYAYEWA 1952) geht hervor, daß ruhende Knospen und schließlich auch die Rinde der Mittelmeerpflanzen nur wenige Grade

unter jener Temperatur absterben, bei der die betroffene Pflanze den Großteil ihrer Blätter eingebüßt hatte. Die Temperatur, die $^2/_3$—$^3/_4$ der Blätter bzw. Blattfläche erfrieren läßt, beraubt also zwar die Pflanze ihres Laubes, läßt ihr aber noch die Möglichkeit des Austreibens ruhender Knospen. Im folgenden sei wegen ihres praktischen Interesses auch diese, *für die Blätter wohl letale*, für die Pflanze als Ganzes jedoch noch immer überwindbare Temperatur angegeben.

E. Ergebnisse.

I. Die Kälteresistenz zu verschiedenen Jahreszeiten.

Nach dem sehr niederschlagsreichen Herbst 1952 und dem außergewöhnlich kühlen November, in dessen zweiter Monatshälfte Minima zum Eispunkt abgesunken waren, traf ein kalter Dezember die Vegetation im ziemlich wassergesättigtem Zustand. Die Temperaturen der etwas strengeren zweiten Dezemberhälfte hielten sich durchschnittlich zwischen + 1° C und —2° C (Abb. 5). Das absolute Dezemberminimum 1952 war —2° C. Die Jahreswende und die erste Januardekade war milder (absolutes Minimum der ersten Januardekade 0° C).

Die Vegetation ließ Winterruhe ahnen: Die Piniennadeln des letzten Zuwachses hatten rund $^3/_4$ ihrer definitiven Länge und ihres Reifetrockengewichts erreicht, als sie ihr Wachstum einstellen mußten. Auch das Wachstum der etwa 2—3 cm langen Herbsttriebe von *Olea* mit noch sehr kleinen, zarten, gelbgrünen Blättchen war offensichtlich gestoppt. Die Sproßenden von *Arbutus* mit ungeschützten Blattknospen, die weitgehend ausdifferenzierten Blütenknospen von *Laurus* und *Cupressus*, alle seit Herbst schon fertig ausgebildet und seither stillgestellt, harrten ihrer Weiterentwicklung. Einzig *Viburnum Tinus* blühte, doch die Anhäufung derber aber sehr kleiner und in ihrer Fläche noch längst nicht ausgewachsener Blätter deutete auch hier an, daß wenigstens das Wachstum unterbrochen sei.

In diesem Zustand gelangten die Proben am 7. Januar 1953 zur Frosthärtebestimmung, deren Ergebnisse in Abb. 6 zusammengestellt sind. Blätter von *Laurus nobilis* und *Arbutus Unedo*, den beiden empfindlicheren Arten, vertragen ohne weiteres —9° C, denen von *Viburnum Tinus*, *Olea europaea* und den Nadeln von *Pinus Pinea* kann auch —10° C noch nichts anhaben. *Quercus Ilex* ist um geringes resistenter. Auch die Fächerblätter der beiden *Palmen* halten diese Abkühlung aus; bei —12° bis —13° C zeigen sie geringfügige Schäden, die sich dann um —14° über die ganze Blattspreite ausdehnen. Dieser großen Gruppe mit einer Kälteresistenz von rund —10° bis —11° (ohne Schädigung) bzw. —12° bis —13° (mit 15% Schäden) stehen die resistenteren Coniferen, nämlich *Cupressus sempervirens* und nach den Ergebnissen der Versuche im Winter 1953/54 auch *Cedrus atlantica* und *Cedrus Deodara* mit einer Frosthärte von rund —14° bis —15° (ohne Schäden) bzw. —16° (15% Schäden) gegenüber. Die grüne Rinde der unbelaubt überwinternden *Citrus trifoliata* beginnt erst unter —18° C Schäden zu zeigen und erst unter —22° C besteht die Gefahr des Auswinterns dieser laubabwerfenden *Citrus*art.

Die Kälte hielt 1953 bis Mitte Februar an, wurde aber bereits in der zweiten Februarhälfte gebrochen. Im April 1953 lagen die absoluten Minima um $+10^0$ C. Nach zweimonatiger strenger Dürre einsetzender Frühjahrsregen hielt eine weitere Erwärmung bis Ende April auf.

Als am 26. April die Zweigproben von *Pinus Pinea*, *Cupressus sempervirens*, *Laurus nobilis* und *Olea europaea* für die zweite Versuchsserie ein-

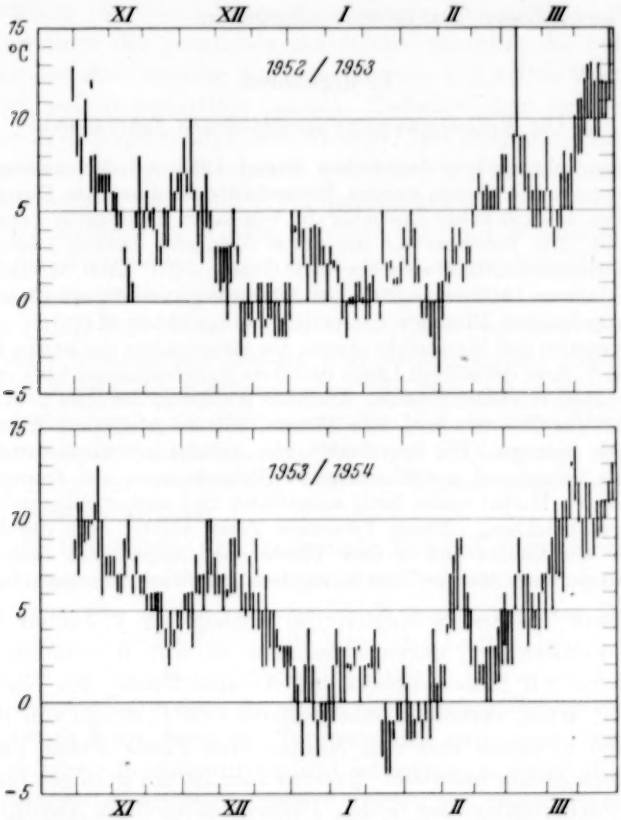


Abb. 5. Temperaturmaxima und -minima in den beiden Versuchswintern 1952/53 und 1953/54 nach Aufzeichnungen des meteorologischen Dienstes der Azienda Autonoma di Soggiorno der E.N.I.T., Station Riva del Garda.

gesammelt wurden, standen außer *Cupressus* alle diese Pflanzen noch *vor* ihrer Frühjahrstriebperiode. Der merkliche Rückgang der Kälteresistenz in allen Fällen weist auf deren Nähe hin. Die jungen, in Entwicklung begriffenen Zuwächse von *Cupressus* sind mit einer Frosthärte von -8^0 (kein Schaden) gegenüber reifen, vorjährigen Trieben mit -12^0 (ohne Schaden) bezeichnenderweise empfindlicher.

Nach Abschluß des Frühjahrsregens trat rasche und kräftige Erwärmung bei mäßiger Trockenheit ein, welche die Vegetation zu dem in diesem Jahr besonders üppigen Austreiben frischer Sprosse veranlaßte. *Pinus Pinea* und *Quercus Ilex*

standen bereits in Blüte, *Olea europaea* und die Palmen schlossen sich Ende Mai an. Der warme und abnormal feuchte Frühsommer 1953 begünstigte sehr Wachstum und Reife des neuen Blattzuwachses, welche im wesentlichen bei allen Hartlaubgewächsen im Juli abgeschlossen waren. Als anfangs August bei großer Hitze Trockenheit einsetzte, waren die jungen Piniennadeln (Nadeljahrgang 1953!) auf die halbe Länge reifer Nadeln herangewachsen und die Blätter von *Laurus nobilis*, *Olea europaea*, *Quercus Ilex* und *Arbutus Unedo* hatten ihre endgültige Größe erlangt, waren jedoch noch nicht sehr sklerotisiert. *Viburnum Tinus* stand vor dem

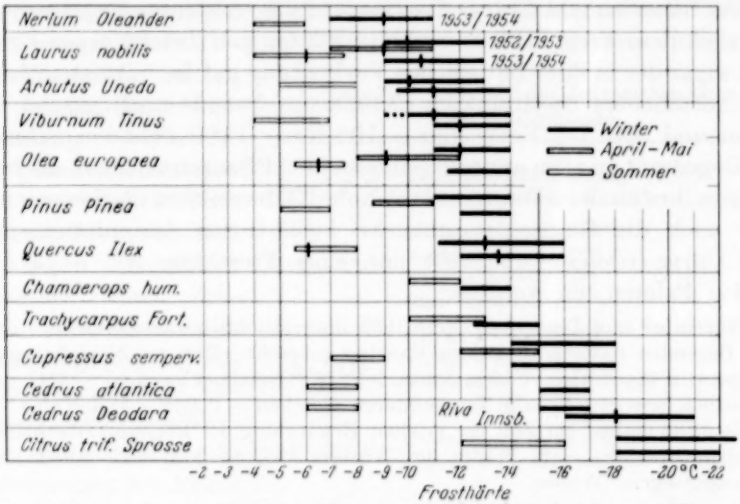


Abb. 6. Frosthärte von ausgereiften Blättern der untersuchten Arten in Minusgraden Celsius. Schwarz ausgezogen: Winterwerte; schraffiert: Aprilwerte; umrandet: Sommerwerte. Das linke Ende der Geraden zeigt die Temperatur an, die vom ausgereiften Laub eben noch ohne Schädigung vertragen wird, die Marke bezeichnet die Temperatur, bei der etwa 15 % des Blattes erfroren sind, das rechte Ende das völlige Absterben des Blattmaterials.

Abschluß seiner langen Blütezeit (Dezember bis August), seine diesjährigen Blätter waren zum Großteil zart aber schon gänzlich ausgewachsen, lediglich einige zuletzt angelegte Blätter waren noch nicht fertig entwickelt. Solche unreife, kleine *Viburnum*blätter sind ebenso wie die jungen Piniennadeln frostempfindlicher als große Blätter und Nadeln. Soweit aber die Neutriebe ausgewachsen waren, stand deren Kälteresistenz bei allen Sklerophyllen und bei der Zypresse der Kälteresistenz des vorjährigen Zuwachses nicht nach, ja übertraf diesen sogar gelegentlich darin. Schon Ende Juli, also kaum 3 Monate nach Beginn der Blattentfaltung, konnte diese Beobachtung in einem orientierenden Versuch gemacht werden. Eine größere Menge *Olea*blätter verschiedenen Alters wurde damals 2 Tage lang bei —5,5° C gekühlt. Sämtliche Blätter des diesjährigen Frühjahrszuwachses überstanden diese Behandlung ungeschädigt, die meisten älteren Blätter zeigten dagegen lokale Frostschäden, die bis zu einem Viertel der Blattfläche erfaßten.

Blätter und Nadeln aller unserer Arten sind im Sommer frostempfindlicher als im Winter. Schon —5° C schädigt die Blätter von *Nerium Oleander*, *Viburnum Tinus* und etwas weniger die von *Laurus nobilis*; von *Viburnum* besonders die vorjährigen, die schon einmal überwintert

hatten. Diese Temperatur wird von den anderen Arten eben noch vertragen. Um —6° C sind Blätter von *Laurus nobilis*, *Arbutus Unedo*, *Olea europaea* und *Quercus Ilex* und vorjährige Nadeln von *Pinus Pinea* teilweise, unter —8° vollständig erfroren. Nicht einmal *Cupressus*triebe können auf —8° abgekühlt werden ohne Schaden zu leiden und unter —9° C sind Sprosse jeden Alters tot. Um so mehr überrascht es, daß dann, wenn alle Hartlaubarten, Nadeln von *Pinus Pinea* und von *Cedrus atlantica* und *Cedrus Deodara* und die resistenten Cypressentriebe gänzlich dem Frost erlegen sind, die Blätter von *Trachycarpus Fortunei* und sogar der in ihrer natürlichen Verbreitung auf die wärmsten Gestade des Mittelmeers beschränkten *Chamaerops humilis* noch gesund überleben und erst bei Frost von —10° bis —11° C Schäden aufweisen. Im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Pflanzen verlieren die beiden Palmen ihre auch im Winter relativ hohe Kälteresistenz im Sommer nicht. Nur noch die Rinde der nunmehr beblätterten Assimilationssprosse von *Citrus trifoliata* übertrifft mit einer Frosthärte von —13° C die beiden Palmen um weniges.

November und Dezember waren 1953 unvergleichlich wärmer als im Vorjahr. Der Dezember hatte noch keinen Frosttag gebracht. Erst um Neujahr sank die Temperatur rapid ab, die erste Januardekade verzeichnet zweimal —3° C, durchschnittlich bewegten sich die Temperaturen zwischen +1° und —1° und an 4 Tagen wurde nicht einmal zur Zeit der größten Erwärmung der Eispunkt überschritten. In allem war die erste Hälfte des Winters 1953/54 doch eher milder als der vorausgegangene Winter.

Trotzdem beweisen die Versuchsergebnisse gleich große Kälteresistenz der Arten. Wiederum ertrugen selbst die aufgeblühten Dolden von *Viburnum Tinus*, der einzigen Versuchspflanze in Blüte, —7° C ungeschädigt, eine Abkühlung also, die im Sommer auch das resistenteste *Viburnum*-blatt nicht überlebt. *Nerium Oleander*, in diesem Winter erstmals untersucht, erwies sich als das empfindlichste aller Versuchsobjekte. Bei —8° bis —9° C zeigten sich schon Frostschäden.

II. Ausmaß und Beeinflußbarkeit der Jahresschwankung der Kälteresistenz.

Die Kälteresistenz der Assimilationsorgane der untersuchten mediterranen Immergrünen pendelt zwischen einem Minimum im Sommer und einem Maximum im Winter (Tabelle 3). Das Ausmaß der Schwankung ist artabhängig verschieden. Fast immer sind die auch absolut kälteresistentesten Arten mit weitester Schwankungsamplitude ausgestattet. Einzig *Chamaerops humilis* und *Trachycarpus Fortunei* durchbrechen diese Regelmäßigkeit, indem sie während des ganzen Jahres auf annähernd gleich hoher Widerstandsfähigkeit verharren.

Es erhebt sich nun die Frage nach der Ursache dieser winterlichen Frosthärte. Mehrfach ist bekannt geworden, daß in der kalten Jahreszeit mit zunehmender Kälteresistenz auch der osmotische Wert und der

Zuckergehalt in den Blättern und Sprossen ansteigt (Übersicht in Walter 1949, S. 292ff.). Auf diesem Parallelismus beruhen die verschiedenen indirekten Kälteresistenzprüfverfahren der Praktiker (Akermann 1924, Fuchs 1930, Mudra 1933). Steiner (1933), Ulmer (1937) und Pisek (1950) fanden durch Preßsaftanalysen bei Blättern und Nadeln verschiedener atlantischer und alpiner immergrüner Holzpflanzen überall jahresperiodische Schwankungen von osmotischem Wert und Zuckerspiegel mit einem winterlichen Maximum und Tiefstand im Sommer. Meist (Ulmer 1937, Pisek 1950) war diese winterliche Zunahme nicht auf ein mit ungefährlicher Austrocknung verbundenes passives Ansteigen des osmotischen Wertes, sondern auf ausgesprochen regulative Zunahme der Zellsaftkonzentration beim Abhärtungsvorgang zurückzuführen. Im Gegensatz dazu fand Walter (1949) bei der submediterranen Art *Buxus sempervirens* nur noch passive Zunahme des osmotischen Wertes infolge Frosttrocknis, aber keine Regulation mehr mit Eintritt der Kälte. Vollends fehlt in *klimatisch normalen* Wintern jeglicher Anstieg des osmotischen Wertes — sowohl aktiver als auch passiver — den mediterranen Hartlaubgewächsen (Braun-Blanquet und Walter 1931). Die Ergebnisse eigener orientierender Bestimmungen von osmotischem Wert und Frischwassergehalt reifer *Olea*blätter und einjähriger Nadeln von *Pinus Pinea* aus Riva, die an zwei Stichtagen (17. August 1953 und 8. Januar 1954) ausgeführt wurden, stimmen mit den Beobachtungen von Braun-Blanquet und Walter überein (Abb. 7). Die rein physikalische Erhöhung der Frosthärte durch Herabsetzung des Zellsaftgefrierpunktes infolge Zunahme der Saftkonzentration ist auch bei den mediterranen Immergrünen gering (Tabelle 4).

Tabelle 3. *Ausmaß der Jahresschwankung der Kälteresistenz.*

Rund 2° C	*Trachycarpus Fortunei* (1,5°) *Chamaerops humilis* (2°)
Rund 5° C	*Nerium Oleander* (4°) *Arbutus Unedo* (5°) *Laurus nobilis* (5°) *Olea europaea* (5,5°)
6—7° C	*Citrus trifoliata* (6°) *Pinus Pinea* (6°) *Viburnum Tinus* (6°—7°) *Quercus Ilex* (7°)
8—9° C	*Cupressus sempervirens* (8°) *Cedrus atlantica* und *C. Deodara* (9°)

Schon Ulmer (1937) waren Unstimmigkeiten zwischen Frosthärteänderungen und gleichzeitigen Änderungen von osmotischem Wert und Zuckerspiegel auch bei Pflanzen aufgefallen, deren Frosthärtegang normalerweise dem Jahresgang des osmotischen Wertes synchron verläuft. Pisek (1950) verfolgte diese Beobachtung Ulmers weiter und wies nach systematischer Verweichlichung bzw. Abhärtung von Blättern alpiner Immergrüner nicht nur häufig quantitative Unterschiede in der Wirkung

dieser Maßnahmen auf die Frosthärte einerseits und den osmotischen Wert und Zuckergehalt im Preßsaft andererseits nach, sondern bei *Pinus Cembra* und *Picea excelsa* sogar Frosthärtegewinn ohne Zuckeranreicherung im Zellsaft (S. 144). PISEK (1950) vertritt auf Grund dieser Ergebnisse die Ansicht, daß die „augenblickliche Phase der inneren Periodizität für die Resistenz in erster Linie ausschlaggebend, die Zuckeranreicherung" (und damit auch das Ansteigen des osmotischen Wertes) „hingegen eine mehr sekundäre, eine Begleiterscheinung ist" (S. 145). Auch LEVITT (1941) und SCARTH (1944) betrachten Zuckerspiegel und osmotischen Wert in vielen Fällen als eine Begleiterscheinung. Die primäre Ursache der höheren Kälteresistenz im Winter wird übereinstimmend in einer „physikochemischen Abwandlung des Plasmazustandes" (KESSLER und RUHLAND 1938, S. 159) während der Winterruhe gesehen. Diese protoplasmatische Komponente der Resistenz übertrifft die Bedeutung von Zellform und -größe und auch jene hohen osmotischen Druckes oder von Zellinhaltsbestandteilen (KESSLER und RUHLAND 1938, LEVITT 1951).

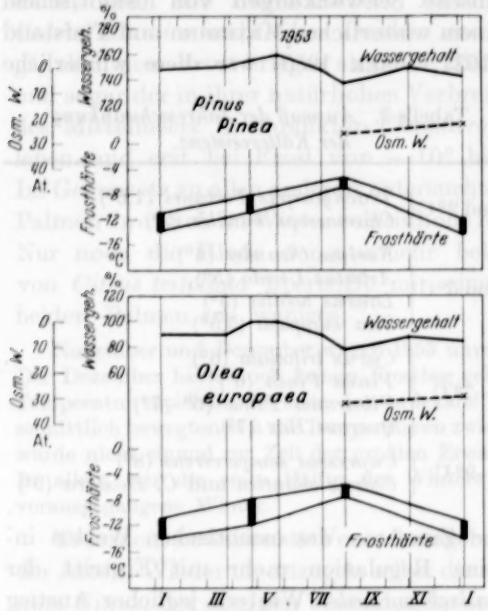


Abb. 7. Jahresgang von Frischwassergehalt in % des Trockengewichts, osmotischem Wert und Frosthärte (Spanne erste Schäden bis völlig tot) von *Olea europaea* und *Pinus Pinea* aus Riva. Dem Wasserverlust, der im Sommer nach 15tägiger Regenlosigkeit bei windiger, heißer Witterung eingetreten war, entspricht auch ein höherer osmotischer Wert im Sommer.

Tabelle 4. *Wirkung von Wassersättigung und Austrocknung auf die Kälteresistenz.* Versuchsserie August 1953.

Blätter von	Turgeszent		Sehr schwach angewelkt		Stark welk	
	noch gesund	> ½ tot	noch gesund	> ½ tot	noch gesund	> ½ tot
Pinus Pinea .	—4,5° C	—6° C	—5° C	—7° C		
Quercus Ilex. .	—4° C	—7° C	—5,5° C	—8° C		
Olea europaea .	—4° C	—6° C	—5,5° C	—7,5° C	—7,5° C	—8,5° C
Arbutus Unedo.	—4° C	—7° C	—5° C	—8° C		

Vgl. auch ULMER (1937, Tabelle 12) und PISEK und SCHIESSL (1947, Tabelle 6).

Es blieb nun zu klären, wieweit solche Änderungen des Protoplasmazustandes bei den immergrünen Mediterranpflanzen exogen, durch das Klima gelenkt werden und ob, wenn ja, wie stark sie auch endogen, vom Klima unabhängig erfolgen. Ulmer (1937) hatte aus seinem umfangreichen Beobachtungsmaterial herauslesen können, daß bei einzelnen Arten wie *Pinus Cembra* und *Picea excelsa* schon im Sommer während noch ziemlich warmer Witterung ein Frosthärteanstieg beginnt und im Nachwinter die hohe Frosthärte merklich aufgegeben wird, obwohl noch große Kälte herrscht, folglich „die Jahresperiode keineswegs bloß durch die augenblicklichen Temperaturverhältnisse induziert, sondern zum Teil in der Pflanze selbst gelegen" sei. In planmäßigen Versuchen, die Frosthärte der Arten, mit denen Ulmer gearbeitet hatte, zu verschiedenen Jahreszeiten künstlich thermisch zu beeinflussen, gelang es Pisek und Schiessl (1947), die endogene Rhythmik in der Frosthärteperiodizität klar herauszuschälen. Pisek unterscheidet diesbezüglich zwei Reaktionstypen unter seinen Pflanzen: resistenzstabile, deren Frosthärtegang weitgehend unabhängig von Außeneinflüssen verläuft, und resistenzlabile, deren jeweilige Frosthärte von der augenblicklich herrschenden Witterung abhängt.

Zur Beurteilung der Inhärenz der Winterruhe und ihres Zusammenhanges mit der winterlich hohen Kälteresistenz bei den Immergrünen aus dem Mediterrangebiet, deren Vegetationsruhe natürlich weniger tief zu erwarten ist als bei den Arten von der alpinen Waldgrenze, wurde die Kälteresistenz einiger Vertreter aus der Reihe der untersuchten Arten nach vorheriger Kältebehandlung einerseits, nach viertägigem Aufenthalt im 20° warmen Zimmer andererseits bestimmt.

Abkühlen konnte weder im Sommer zur Zeit geringster Resistenz [da es auch Winkler (1913) an Immergrünen atlantischer Herkunft nicht und Pisek und Schiessl an den Alpinen nur wenig gelang], noch im Winter, als die Frosthärte ihren Höchstwert erreicht hatte, die Widerstandsfähigkeit um mehr als einen halben bis höchstens 1° steigern. In diesem Zusammenhang mag interessieren, daß im Winter auch die Nadeln einer mit Erfolg im Innsbrucker Botanischen Garten akklimatisierten *Cedrus Deodara* um nur 2° frosthärter waren als die von der Versuchszeder am Gardaseeufer! Sehr wohl aber reagierten alle Mediterranpflanzen im Winter kräftig auf Warmbehandlung. Schon im Schadenbild kam häufig — so besonders bei *Cupressus sempervirens* und *Arbutus Unedo*, auch bei *Pinus Pinea* und *Olea europaea* — zum Ausdruck, daß die Blätter aus ihrer Winterruhe geweckt worden waren. Die Schäden waren nämlich genau so wie im Sommer scharf begrenzt und sofort nach dem Auftauen gut sichtbar. Ausnahmslos war ein Resistenzverlust zu verzeichnen, allerdings bei keiner Art bis zu sommerlichem Tiefstand, sondern in spezifisch verschiedenem Grade weniger weit-

gehend, wodurch es möglich wird, die einzelnen Arten nach ihrer Verwöhnbarkeit zu reihen (Tabelle 5A).

Am stärksten beeinflußt Wärmebehandlung Blätter von *Olea europaea*, deren Frosthärte (15% Schäden!) durch die 4tägige Verweichlichung von —12° C auf etwa —9° absinkt; dieser Rückgang entspricht $^2/_3$ der gesamten Jahresschwankung. *Viburnum Tinus* und *Pinus Pinea* mit einer Reaktionsbreite von ungefähr halber Jahresamplitude schließen sich an. Die übrigen Arten *Arbutus Unedo*, *Cupressus sempervirens*, *Quercus Ilex* und — geringst beeinflußbar — *Laurus nobilis*, halten sich mit einem Rückgang der Kälteresistenz um rund $^1/_3$ der Jahresschwankung im Bereich der maximalen relativen Resistenzeinbußen, die PISEK und SCHIESSL an *Loiseleuria procumbens*, *Picea excelsa* und *Pinus Cembra* beobachtet hatten. Somit ist wenigstens der Gruppe *Arbutus*, *Cupressus*, *Quercus Ilex*, *Laurus* auf Grund dieser Ergebnisse eine gewisse Inhärenz ihrer Winterruhe, an die die hohe Frosthärte gekoppelt ist, durchaus zuzusprechen.

Tabelle 5.

A. Rückgang der winterlichen Kälteresistenz nach 4tägiger Warmbehandlung (+ 20° C):

Blätter von	Verwöhnte Blätter		Rückgang der Kälteresistenz gegenüber frostharten Blättern	
	Noch gesund	15 % tot	in Grad Celsius	in Prozent der Jahresamplitude der Kälteresistenzschwankung
Olea europaea . . .	— 7° C	— 8,5° C	rund 3,5	= 65 %
Viburnum Tinus . . .	— 7,5° C	— 8° C	rund 3,5	= 50 %
Pinus Pinea	— 8° C	— 9° C	rund 3,0	= 50 %
Arbutus Unedo	— 7° C	— 9,5° C	rund 2,0	= 40 %
Cupressus sempervirens .	—11° C	—13° C	rund 3,0	= 38 %
Quercus Ilex	— 8° C	—10,5° C	rund 2,5	= 35 %
Laurus nobilis . . .	— 7° C	— 9,5° C	1—2	= 30—40 %

B. Winterfrosthärte von Pflanzen aus dem gleichmäßig warmen Gewächshaus (Botanischer Garten der Universität Innsbruck):

Blätter von	Blätter von Gewächshauspflanzen		Die Winterfrosthärte dieser Gewächshauspflanzen ist höher als die sommerliche Kälteresistenz der Freilandpflanzen aus Riva	
	Noch gesund	15 % tot	um Grade Celsius	das sind Prozent der Jahresresistenzschwankung der Freilandpflanzen (Riva!)
Olea europaea . . .	— 5,5° C	— 6,5° C	0	= 0 %
Arbutus Unedo	— 6° C	— 7° C	1,0	= 20 %
Cupressus sempervirens .	— 9° C	—10° C	2,0	= 25 %
Viburnum Tinus . . .	— 6° C	— 7° C	2,0	= 30 %
Laurus nobilis . . .	— 6° C	— 9° C	2,5	= 50 %

Es gibt kein besseres Experimentum crucis zum Beweis der Inhärenz des Kälteresistenzperiodismus als den Vergleich von Individuen am Standort mit solchen, die künstlich unter wenig schwankenden Temperaturverhältnissen im Gewächshaus gezogen werden. Ein Vergleich der absoluten Werte wäre im allgemeinen unzulässig; die relativen sind für vorliegenden Zweck sehr brauchbar, zumal für die Versuche ausschließlich nur solche Blätter von Gewächshauspflanzen verwendet wurden, die morphologisch dem Material aus Riva weitestgehend glichen (Tabelle 5B).

*Olea*blätter aus dem Gewächshaus waren im Januar ebenso kälteempfindlich wie im Sommer diejenigen aus Riva. Sprosse von *Cupressus sempervirens* und Blätter von *Arbutus Unedo* und *Viburnum Tinus* aus dem Gewächshaus erwiesen sich schon als etwas resistenter als das sommerliche Rivaner Vergleichsmaterial, während *Laurus*blätter aus dem Gewächshaus im Winter gar um 2,5° resistenter waren als *Laurus*blätter aus Riva im Sommer (das ist die Hälfte der Jahresschwankung des freistehenden Lorbeers in Riva). Mit einer Kälteresistenz von —9° C (15% Schaden) hatten die *Laurus*blätter aus dem Gewächshaus nahezu gleiche Widerstandsfähigkeit wie die im Winter am natürlichen Standort gesammelten Blätter nach viertägiger Warmstellung (—9,5° C; vgl. auch Tabellen 5A und B).

Aus der Beobachtung, daß sich einerseits winterlich frostharte Blätter und Sprosse von *Viburnum Tinus, Arbutus Unedo, Pinus Pinea, Cupressus sempervirens, Quercus Ilex* und *Laurus nobilis* nur in beschränktem Maße verwöhnen lassen und daß anderseits die Kälteresistenz gleichmäßig warm gezogener Gewächshausexemplare gegen den Winter hin zunimmt, kann geschlossen werden, daß sich alle diese Arten zu einem gewissen Grade *autonom*, d.h. unabhängig von Umweltseinflüssen auf den Zustand der Winterruhe und damit den der erhöhten Kälteresistenz umstellen. Bei *Viburnum Tinus, Arbutus Unedo* und *Pinus Pinea* ist diese endogene Komponente der jahreszeitlichen Frosthärteschwankung gegenüber der thermisch bedingten Abhärtung von untergeordneter Bedeutung, bei *Cupressus sempervirens, Quercus Ilex* und vor allem bei *Laurus nobilis* dieser aber mindestens gleichwertig. Wenigstens die letzten drei Arten sind somit innerhalb der mediterranen Immergrünen als relativ resistenzstabil im Sinne von Pisek und Schiessl aufzufassen.

Chamaerops humilis und *Trachycarpus Fortunei* fehlt praktisch jeder Rhythmus. Die Frosthärte von Gewächshausmaterial ist der von Freilandmaterial im Winter gleich. Die Frosthärte der beiden Palmen scheint eine von Außenfaktoren unbeeinflußbare Konstante zu sein.

Im Gegensatz zu den Palmen ist *Olea europaea* überaus labil. Zum Eintritt in die Winterruhe und zu dem damit verbundenen Anwachsen

der Kälteresistenz bedarf es offenbar der Kälteeinwirkung (kalte Herbstnächte!); läßt die Kälte nach, wird beides rasch aufgegeben.

Diese Feststellung findet guten Anschluß an die Beobachtungen von MESSERI und Mitarbeitern, die seit Jahren im Wege histologischer Holzzuwachskontrollen die Vegetationsrhythmen vorwiegend immergrüner Pflanzen der Appeninnenhalbinsel verfolgen. In einer zusammenfassenden Übersicht unterscheidet MESSERI (1951) zwischen zwei Arten von Cambialaktivitätsrhythmen. Die Vertreter der einen Gruppe, die unter anderem von den mediterranen *Pinus*arten, *Quercus Ilex*, *Arbutus*arten und *Viburnum Tinus* gebildet wird, nehmen nach deutlich ausgeprägter, echter Winterruhe („riposo", MESSERI) im Frühjahr ihr Längen- und Cambialwachstum wieder auf, das sie dann im Oktober oder November nach Ausbildung von Herbstholz abschließen. Dieser anatomisch wohlvorbereiteten, echten winterlichen Wachstumsruhe, die als endogen bedingt, als im Erbgut verankert dargestellt wird, steht eine sozusagen formlose, exogen ausgelöste Wachstumsunterbrechung („pausa", MESSERI) gegenüber, auf die sich die Pflanze nicht durch Ausdifferenzierung besonderer Gewebe (wie im ersten Fall durch Herbstholz) vorbereitet. Sie wird ihr durch die Sommerdürre des Äquinoktial- und Winterregengebietes im Mittelmeerraum aufgezwungen. Den Arten mit echter Wachstumsruhe im Winter und mehr oder minder fühlbarem Wachstumsstillstand während der Sommerdürre stellt MESSERI (1951) eine zweite Gruppe, darunter *Olea europaea*, gegenüber. Ihr Holz kennt keinen echten Jahrringzuwachs, sondern nur Folgen von Zellschüben. Leitgewebe wechselt dabei ständig mit Festigungsgewebe ab. Kälte oder Trockenheit bringen Cambial- und Längenwachstum in dem Zustand plötzlich zum Stehen, in dem es sich gerade befindet. Auf die Unterbrechung der Vegetationsperiode durch den Winter bereiten sich die Vertreter dieser Gruppe weder durch Ausbildung von Herbstholz noch durch Anlage von Winterknospen vor. Nach der Wachstumsunterbrechung wird das Längen- und das sekundäre Dickenwachstum unvermittelt fortgesetzt.

Die Fähigkeit, auf die Witterungsbedingungen so prompt und kräftig zu reagieren, scheint ein ganz allgemeines Kennzeichen des Ölbaums zu sein. Sie kommt nicht nur im Fehlen endogener meristematischer Rhythmen und in der Beeinflußbarkeit der Frosthärte zum Ausdruck, sondern ebenso in der Austrocknungsresistenz der Blätter, die in äußerst charakteristischer Weise erheblich zunimmt, wenn die Wasserversorgung ernstlich angespannt ist.

III. Die ökologische Bedeutung der Ergebnisse.

Die bisherige Vorstellung über die Kälteresistenz der Mediterrangewächse fußt auf der Auswertung der Schadenerhebungen während außergewöhnlich kalter Winter, die gesammelt und vergleichend geprüft wurden. Vornehmlich im Anschluß an die kalten Winter der letzten beiden Dezennien des 19. Jahrhunderts, wie auch nach dem Winter 1928/29 wurde eine Anzahl solcher Schadenaufzeichnungen veröffentlicht. Alle diese Beobachtungen leiden aber im wesentlichen an zwei Mängeln:

Zunächst ist die Temperatur, die auf die einzelnen Pflanzen einwirkte, durchwegs unbekannt. Die von meteorologischen Observatorien, besten-

falls von den in den Gärten aufgestellten Thermometern abgelesenen Minima besitzen nur rein informativen Anzeigewert. Ist doch bekannt, daß auch bei advektiven und nicht nur bei Ausstrahlungsfrösten, nicht allein kleinklimatisch innerhalb eines Gartens schon Unterschiede im Abkühlungsverlauf durch Luftstau in Mulden, vor Mauern und durch die Dichte der Pflanzen zustande kommen; auch die Temperaturverteilung im Kronenraum spielt in Fällen, wo 1—2° C Temperaturunterschied schon entscheidende Auswirkungen zeitigen können, eine Rolle.

Die zweite Schwierigkeit, bzw. Fehlerquelle im Schließen von Schadenbeobachtungen auf die tatsächliche Resistenz liegt in der Unkontrollierbarkeit der Frosteinwirkung. Sowohl plötzliches Auftauen gefrorener Pflanzenteile zufolge rascher Erwärmung nach Sonnenaufgang als in anderen Fällen intensive Austrocknung bei langem Anhalten auch gar nicht besonders tiefer Frosttemperaturen können Schäden hervorrufen, die, selbst keine unmittelbaren Kälteschäden, von diesen nachträglich nicht immer klar zu unterscheiden sind (H. Walter 1929, Gola, 1929). Dazu können noch als Unbekannte der Einfluß von Wind und Wasserzustand der Pflanze kommen, die Zeitpunkt und Geschwindigkeit des Ausfrierens des Wassers in den Geweben mitbestimmen.

Alle diese Größen lassen sich bei experimenteller Frosthärtebestimmung verhältnismäßig leicht kontrollieren, viele von ihnen willkürlich regeln, oder das Frieren kann zur Sicherung der Ergebnisse beliebig wiederholt werden. Sind aber die Resultate, die an abgeschnittenen Zweigen nach Abkühlung in abgeschlossenen Kammern gefunden werden, auch auf natürliche Verhältnisse übertragbar? Streng genommen nicht! Sicherlich verläuft am natürlichen Standort der Abkühlungsvorgang oft in anderer Geschwindigkeit und unter anderen Begleitumständen (Wind!) als in den abgeschnittenen Sprossen (Wundflächen können auch nach Vaselineverschluß zum Ausgangspunkt des Ausfrierens werden). Dennoch gibt eine gut belegte, statistisch gesicherte Serie von planmäßigen Versuchen, in denen die Dauer der Frostwirkung der am natürlichen Standort üblichen entspricht (vgl. S. 613), besser Aufschluß über die Kälteresistenz einer Pflanzenart als Beobachtungen im Freien, wenn auch diese letzteren für eine ökologische Auswertung der Versuchsergebnisse wertvolle Anhaltspunkte vermitteln. Voraussetzung ist allerdings, daß auch die mögliche natürliche Abweichung vom Mittelwert der experimentellen Ergebnisse erfaßt ist. Diese beträgt bei den von mir untersuchten mediterranen Immergrünen im Sommer rund $\pm 1^0$, und etwa $\pm 1^1/_2{}^0$ im Winter, worin nicht nur die biologische Streuung des Materials gleicher Herkunft (Standort *und* Fundort), sondern auch Frosthärteunterschiede einbezogen sind, die in verschiedenen, von der Witterungsnorm nicht allzu stark abweichenden Wintern vorkommen.

Tabelle 6. *Übersicht über Beobachtungen von Frostschäden während extrem*

Pflanze	Tiefste lebend überstandene Temperatur		Mittlere Blattschäden
	im Experiment	im Freiland	
Pinus Pinea	—11° bis —12°	—11° bis —13° Ravenna (s)	?
Cedrus Deodara	—15° (aus Riva) —16° (aus Innsbruck, Bot. G.)	—16° Padua (f)	—18° Innsbruck, freistehend (u)
Cedrus atlantica	—15°	—16° Padua (f)	—18° Innsbruck (u)
Cupressus sempervirens.	—14°	—13° Insubrien (p)	—13,5° Italien (m) —16° Padua (f)
Laurus nobilis.	— 9°	—12° Istrien (h)	—9° Batum (e)
Quercus Ilex	—12°	—12,5° Istrien (h)	—14° ± 1 Tiflis (o) —16° Padua (f)
Olea europaea	—11°	—13° Insubrien (p)	—9° Batum (e) —12° Riva (t)
Arbutus Unedo	— 9°	—7° bis —8° Südfrankreich (g)	—9° Batum (e) —10° ? (a)
Viburnum Tinus . . .	—10°	?	—12° Mittelitalien (d)
Nerium Oleander . . .	—7°	?	—9° Batum (e)
Chamaerops humilis . .	—12°	—9° Italien (q) —10° Insubrien (b)	?
Trachycarpus Fortunei .	—12,5°	?	?
Citrus trifoliata	—18°	Gedeiht in Zürich (absol. Minim. —18°) (n)	—

Quellenverzeichnis: (a) BECK 1901, (b) BEGUINOT 1922, (c) BRAUN-BLANQUET (g) HEGI 1908, (h) KIRCHNER, LOEW und SCHRÖTER 1908, (k) OZEROV und CHIRYA-1950, (p) SCHRÖTER 1936, (q) VIVIANI 1824, (r) E. WALTER 1929, (s) ZANGHERI (u) eigene Beobachtungen an freistehenden Zedern im Botanischen Garten der

kalter Winter und experimentell ermittelter Frosthärte an Pflanzen aus Riva.

Blätter tot, Zweige leben noch		Auch Zweige geschädigt, Stockausschläge!	Pflanze in allen Teilen erfroren
im Experiment	im Freiland		
unter —14°	?	?	?
unter —17° (Riva)	—20° Elsaß (r)	?	?
unter —21° (Innsbruck)			
unter —17°	var. *glauca:* —21° Elsaß (r)	?	?
unter —18°	—14° ± 1 Tiflis (o)	—20° Uzbekistan (k)	?
unter —13°	?	—14° ± 1 Tiflis (o) —16° Padua (f)	?
unter —16°	?	?	?
unter —14°	?	?	?
unter —14°	*Arb. Andrachne:* —14° ± 1 Tiflis (o)	—16° Padua (f)	?
unter —14°	?	?	—16° Italien (d)
unter —11°	?	—14° Montpellier (c) —16° Padua (f)	—14° ± 1 Tiflis (o) —16° Padua (f)
—14°	—12,5° Italien (l)	—	—16° Padua (f)
—15°	—16° Padua (f)	—	—16° Padua (f)
—	—	—	—21° bis —23° Frankreich (r) **Experiment: > —22°**

und Walter 1931, (d) Fiori 1932, (e) Glonchi und Sabatin 1952, (f) Gola 1929, yewa 1952, (l) Parlatore 1849, (m) Penzig 1880, (n) Rikli 1942, (o) Schiereli 1936, (t) nach mündlicher Mitteilung des Klimabeobachters Perini in Riva, Universität Innsbruck.

Vorstehende Übersicht verdeutlicht die gute Übereinstimmung zwischen einer kritisch gesichteten Auswahl von Schadenberichten nach kalten Wintern und der an Rivaner Material ermittelten Frosthärte (Tabelle 6).

Die Beobachtungen aus dem Winter 1928/29 dürfen wegen des langen Anhaltens der Frostperioden nur unter Vorbehalt benützt werden (H. WALTER 1929). Von mehreren Berichten über Schäden in diesem Winter sind daher nur jene aufgenommen, aus denen eindeutig hervorgeht, daß die genannten Schäden nicht Frostdürre-, sondern echte Kälteschäden sind, d. h. Schäden, die wenige Tage nach dem Erreichen des absoluten Wintertemperaturminimums schon deutlich zu erkennen waren.

Die einzelnen Arten sind ungleich gut belegt. Über *Pinus Pinea* waren keine einigermaßen brauchbaren Schadenbeobachtungen zu finden. Zwar erwähnt ZANGHERI (1936), daß die Pinien von Ravenna mehrmals empfindliche Frostschäden erlitten hatten, gibt aber keine Temperatur dazu an. Jedenfalls scheinen Fröste von -10^0 bis -13^0 C in der Pineta di Classe bei Ravenna häufig wiederzukehren (ROSETTI 1894). Die Frosthärte der resistenteren Coniferen, der Zedern, von denen E. WALTER (1929) im Anschluß an die Erfahrungen des Winters 1928/29 *Cedrus atlantica* var. *glauca* für besonders frosthart hält und die Frosthärte der auch nördlich der Alpen an günstigen Stellen (Neuchatel, Metz, Insel Mainau; KIRCHNER 1908) gepflanzten Zypressen läßt sich aus dem Schadenbericht recht gut ableiten. In der Literatur über *Olea* herrscht, wie zu erwarten, wenig Übereinstimmung. Zufolge ihrer vorzüglichen Akkommodationsfähigkeit bei gleichzeitigem Fehlen einer echten Winterruhe muß ihre Kälteresistenz mehr als die aller anderen Sklerophyllen von Außenfaktoren abhängen.

Vergleichen wir zur Beurteilung der Frostgefährdung der untersuchten Mittelmeerpflanzen deren Kälteresistenz mit der durchschnittlichen absoluten Jahresminimaltemperatur an dem extremen Standort Riva, so zeigt sich ein Sicherheitsspielraum von wenigstens 3—5° (*Nerium, Laurus, Arbutus*), von 6—8° im Durchschnitt, von gar 10—11° für *Cupressus* und Zedern.

Nicht die unmittelbare Gefährdung durch die Winterfröste kann also die Ursache für das Fehlen von spontanen Vorkommen zahlreicher Vertreter der Mediterranflora sein, die in Parks und Gärten von Riva und Arco erfolgreich kultiviert werden. Die Ursache ist vielmehr darin zu suchen, daß im Becken von Riva—Arco für Stoffwechsel und Wachstum suboptimale Temperaturen wesentlich länger anhalten als im mediterranen Gebiet engeren Sinnes (vgl. Tabelle 1), wodurch alle diese eumediterranen Sklerophyllen im natürlichen Wettbewerb durch Pflan-

zen übervorteilt werden, die die niederen Wintertemperaturen weniger im Stoffwechsel beeinträchtigen. In Kultur hingegen, wo sowohl der Wettbewerbsfaktor ausgeschaltet ist, als auch die kältebedingte Benachteiligung im Winter später durch Pflege (vor allem Bewässerung während der Sommerdürre) kompensiert werden kann, lassen sich denn auch alle diese Arten erfolgreich bis weit über ihre natürliche Verbreitungsgrenze zu ihrer absoluten nördlichen Klimagrenze vortreiben, bis zu jener Grenze also, deren Überschreitung die spezifische Kälteresistenz nicht mehr erlaubt.

Zusammenfassung.

Die Kälteresistenz der Blätter und Nadeln immergrüner Holzpflanzen von der Nordgrenze des mediterranen Florengebietes wurde zu verschiedenen Jahreszeiten experimentell ermittelt.

Im Winter (Januar) vertragen völlig ungeschädigt rund dreistündigen Frost von —7° C die Blätter von *Nerium Oleander*, von —9° bis —10° C Blätter von *Laurus nobilis* und *Arbutus Unedo*, von —10° bis —11° C Nadeln von *Pinus Pinea* und Blätter von *Viburnum Tinus* und *Olea europaea* ssp. *sativa*, von —11° bis —12° C Blätter von *Quercus Ilex* und Fächer von *Chamaerops humilis* und *Trachycarpus Fortunei*, —14° C Triebe von *Cupressus sempervirens*, —15° C Kurztriebnadeln von *Cedrus atlantica* und *Cedrus Deodara* und —18° die unbeblätterten grünen Sprosse von *Citrus trifoliata*. Diese experimentellen Befunde stimmen mit Frostschadenbeobachtungen nach besonders kalten Wintern im Mittelmeerraum gut überein.

Gegen den Sommer hin sinkt die Widerstandsfähigkeit in von Art zu Art verschiedenem Maße. Durchschnittlich durften im Sommer im Experiment —4° bis —5° C nicht unterschritten werden, ohne daß auf den reifen diesjährigen ebenso wie auf vorjährigen Blättern Schäden aufzuscheinen begannen; nur *Cupressus sempervirens* erträgt noch ungeschädigt —7° C, die beiden Palmen —10° C und *Citrus*rinde —12° C.

Der Jahresschwankung der Kälteresistenz läuft bei den mediterranen Immergrünen keine Schwankung des osmotischen Wertes parallel. Dieser steigt in normalen Wintern, wie Braun-Blanquet und Walter (1931) beobachtet hatten und eigene orientierende Bestimmungen bestätigen, nicht an. Der winterliche Frosthärteanstieg muß also in erster Linie das Ergebnis einer Zunahme der *plasmatischen* Resistenz sein.

An *Cupressus sempervirens*, *Pinus Pinea*, *Laurus nobilis*, *Quercus Ilex*, *Arbutus Unedo* und *Olea europaea* ssp. *sativa* wurde in Anlehnung an die Methode von Pisek und Schiessl (1947) versucht, die Kälteresistenz durch Temperaturbehandlung künstlich zu beeinflussen. Eine Frostabhärtung gelang im Sommer nicht. Diese erfolgt ebenso wie bei den alpinen und eurasischen Immergrünen erst, wenn endogene Bereitschaft zur Winterruhe sie fördert. Die Frosthärte ist also auch bei den

mediterranen Immergrünen an den Zustand der Winterruhe gebunden. Dieser Ruhezustand und die hohe Kälteresistenz werden im Winter (Januar) durch viertägigen Aufenthalt im 20°C warmen Zimmer wieder weitgehend aufgegeben; außer *Chamaerops humilis* und *Trachycarpus Fortunei* konnten alle Versuchspflanzen, in besonderem Maße *Olea europaea*, am wenigsten *Laurus nobilis*, *Quercus Ilex* und *Cupressus sempervirens*, durch diese Warmbehandlung verweichlicht werden, keine der Pflanzen wurde jedoch so frostempfindlich wie im Sommer. Andererseits zeigten Blätter von *Laurus nobilis*, *Arbutus Unedo*, *Viburnum Tinus* und Sprosse von *Cupressus sempervirens* (nicht hingegen *Olea*-blätter) von Pflanzen, die bei gleichbleibend warmer Temperatur im Gewächshaus des Botanischen Gartens der Universität Innsbruck gezogen werden, eindeutig geringen, doch unverkennbaren Frosthärteanstieg im Winter. Die Tatsache des unvollständigen Aufgebens der Kälteresistenz im Verwöhnungsversuch ist ebenso wie die winterliche Resistenzzunahme bei Gewächshausmaterial ein Beweis dafür, daß bei der Mehrzahl der untersuchten mediterranen Immergrünen ebenso wie bei den alpinen (PISEK und SCHIESSL 1947, PISEK 1950), wenn auch in geringerem Maße, der jahreszeitliche Wechsel von Aktivität und Ruhe, bzw. von geringer und hoher plasmatischer Kälteresistenz zum Teil auch von innen her und nicht allein exogen, durch den Gang des Temperaturklimas, bewirkt ist.

Dem Vorstand des Botanischen Institutes der Universität Innsbruck, Herrn Prof. Dr. A. PISEK, danke ich herzlich für wertvolle Ratschläge und förderndes Interesse an der Arbeit. Herrn Prof. Dr. H. GAMS danke ich für bereitwillige Überlassung von Literatur, vor allem aber für die Übersetzung der russischen Schriften.

Literatur.

ÅKERMANN, A.: Beiträge zu einer Analyse der Eigenschaft Winterfestigkeit an Weizen. Beitr. landw. Pflanzenbau, Schindler-Festschr. **147** (1924). — ALT, E.: Klimakunde von Mittel- und Südeuropa. In W. KÖPPEN u. R. GEIGER (1932). — BECK (1901): Zit in KIRCHNER, LOEW u. SCHRÖTER (1908). — BEGUINOT, A.: Ricerche sulla distribuzione geografica e sul polimorfismo della *Chamaerops humilis* L. Sassari: Gallizzi 1922. — BRAUN-BLANQUET, J., u. H. WALTER: Zur Ökologie der Mediterranpflanzen. Jb. wiss. Bot. **74**, 695—748 (1931). — DALLA TORRE, K. W.: Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Berlin: Junks Naturführer 1913. — FIORI, A.: Le associazioni della bassa macchia. In: La macchia mediterranea in Italia, L'Alpe **19**, 454—463 (1932). — FUCHS, W. H.: Weiteres zur Bestimmung der Kälteresistenz des Winterweizens durch indirekte Methoden. Wiss. Arch. Landw. A **3** (1930). — GARDNER (1944): Zit. LEVITT (1951). — GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Die Wissenschaft, 2. Aufl., Bd. 78. Braunschweig: F. Vieweg & Sohn 1942. — GIACOBBE, A.: Le basi concrete per una classificazione ecologica della vegetazione italiana. Forlì: Valbonesi 1949. — GLONCHI, M., u. E. SABATIN: Überwinterung subtropischer Pflanzen im Botanischen Garten von Batum (russisch). Bull. d. Bot. Gartens d. Wiss. Akad. Moskau **1952**, Nr 12, 53—60. — GOLA, G.: Osservazioni sui danneggiamenti alle piante legnose della regione veneta in seguito ai freddi del gennaio febbraio 1929. Atti Mem. R. Accad. Sci., Lett. Arti, Padova **45**, 5—15 (1929). — HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mittel-

europa. München: Lehmann 1908—1931. — Kessler, W., u. W. Ruhland: Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta (Berl.) **28**, 159—204 (1938). — Kirchner, O., E. Loew u. C. Schröter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart: Ulmer 1908—1928. — Köppen, W., u. R. Geiger: Handbuch der Klimatologie, Bd. III M. Leipzig: Gebrüder Borntraeger 1932. — Larcher, W.: Schnellmethode zur Unterscheidung lebender von toten Zellen mit Hilfe der Eigenfluoreszenz pflanzlicher Zellsäfte. Mikroskopie (Wien) **8**, 299—302 (1953). — Levitt, J.: Frost killing and hardiness of plants. Minneapolis: Burgess 1941. — Frost, drought and heat resistance. Ann. Rev. Plant Physiol. **2**, 245—268 (1951). — Marnier-Lapostolle, J.: Le Jardin Botanique „Les Cedres" à Saint-Jean-Cap-Ferrat (Alpes maritimes). In: Notices botaniques et itinéraires commentés, IV, Côte d'Azur, Paris: S.E.D.E.S. 1954. — Messeri, A.: Ritmi climatici e ritmi vegetativi. Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. s. **58**, 535—549 (1951). — Relazioni fra clima ed accrescimento del tronco nel Pino d'Aleppo. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s. **60**, 251—286 (1953). — Montfort, C., u. H. Hahn: Atmung und Assimilation als dynamisches Kennzeichen abgestufter Trockenresistenz bei Farnen und höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **38**, 503—515 (1950). — Mudra, A.: Zur Physiologie der Kälteresistenz des Winterweizens. Planta (Berl.) **18**, 435—478 (1933). — Münch, E.: Frostgefährdung wintergrüner Gehölze. Mitt. dtsch. Dendr. Ges. **1928**, Nr 40, 175—184. — Ozerov, G., u. N. Chiryayewa: Überwinterung subtropischer Pflanzen im südlichen Uzbekistan (russisch). Bull. d. Bot. Gartens d. Wiss. Akad. Moskau **1952**, Nr 13, 63—65. — Parker, J.: Physiological differences in conifer leaves of different ages. Rapp. et Comm., 8. Congr. Int. de Botanique, Paris 1954, Sect. 11/12, S. 284—285. 1954. — Parlatore, F. (1849): Zit. Beguinot (1922). — Pavari, A.: La macchia mediterranea in Italia. L'Alpe **19**, 377—463 (1932). — Penzig, O. (1880): Zit. Kirchner, Loew u. Schröter (1908). — Philippis, A. de: Classificazioni ed indici del clima in rapporto alla vegetazione forestale italiana. Firenze: Ricci 1937. — Pisek, A.: Frosthärte und Zusammensetzung des Zellsaftes bei *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus Cembra* und *Picea excelsa*. Protoplasma (Wien) **39**, 129—146 (1950). — Pisek, A., u. R. Schiessl: Die Temperaturbeeinflußbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturw.-med. Verein Innsbruck **47**, 33—52 (1947). — Rikli, M.: Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern: Huber 1942—1948. — Rosetti, E.: La Romagna. Milano: Hoepli 1894. — Scarth, G. W. (1944): Zit. Levitt (1951). — Schiereli, W: Überwinterung im Tifliser Botanischen Garten (russisch). Bull. d. Bot. Gartens d. Wiss. Akad. Moskau **1950**, Nr 5, 115—118. — Schröter, C.: Flora des Südens. Zürich: Rascher 1936. — Steiner, M.: Zum Chemismus der osmotischen Jahresschwankungen einiger immergrüner Holzgewächse. Jb. wiss. Bot. **78**, 564—622 (1933). — Ulmer, W.: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und Fichte. Jb. wiss. Bot. **84**, 553—592 (1937). — Viviani, A. (1824): Zit. Beguinot (1922). — Walter, E.: Les grands froids de l'hiver 1928/29 et leur influence sur la végétation, I. Bull. Assoc. Phil. Alsace et Loraine **7**, 259—281 (1929). — Walter, H.: Die Winterschäden an unseren immergrünen Pflanzen während der Kälteperiode Januar—März 1929 und ihre Ursachen. Naturwiss. **17**, 854—859 (1929). — Einführung in die Phytologie, Bd III/1. Stuttgart: Ulmer 1949. — Winkler, A.: Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jb. wiss. Bot. **52**, 467—506 (1913). — Zangheri, P.: Romagna fitogeografica. I. Flora e vegetazione delle pinete di Ravenna. Forlì: Valbonesi 1936.

Dr. Walter Larcher, Botanisches Institut der Universität Innsbruck, Sternwartestraße 15 (Österreich).

Planta, Bd. 44, S. 636—668 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen.

DER EINFLUSS VON WIRKSTOFFEN, VON RÖNTGEN- UND ELEKTRONENSTRAHLEN AUF DIE CAMBIUMTÄTIGKEIT VON *BETA VULGARIS**, **.

Von

HELGA WINTER.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. August 1954.)

Einleitung.

Der wichtigste natürliche Regulator der Cambiumtätigkeit ist, wie schon SNOW (1935) feststellte, der Wuchsstoff. Er regt die Entstehung von fascicularem und interfascicularem Cambium an. Durch die künstliche Zufuhr von Heteroauxin, das in Form von wuchsstoffhaltiger Gelatine dekapitierten *Helianthus*-Keimlingen zugeführt wurde, erreichte SNOW lebhafte Teilungen. Außer dem Wuchsstoff vermögen, wie in zahlreichen Versuchen während der letzten Jahre festgestellt wurde, jedoch auch andere Wirkstoffe wie Ascorbinsäure, Aneurin, Naphtoxyessigsäure, verschiedene Teerprodukte u. a. die Bildung eines Cambiumringes auszulösen.

Während bisher zur Beobachtung des Einflusses von Wuchs- und Wirkstoffen auf die Cambiumbildung und Cambiumtätigkeit als Testobjekte nur Pflanzen mit normalem Dickenwachstum benutzt wurden, bei denen die Wirkung der Stoffe an Hand der Breite des einen Cambiumringes und des Xylems beurteilt wurde, ist in der vorliegenden Arbeit *Beta vulgaris*, eine Pflanze mit anomalem Dickenwachstum, als Testpflanze verwendet worden. Bei ihr bilden sich nacheinander mehrere konzentrische Cambiumringe (STRASBURGER-KOERNICKE 1923, s. auch Abb. S. 114 WENT 1939). So bot sich bei *Beta vulgaris* die Möglichkeit, die Wirkung der zu prüfenden Substanzen, die sich in der Verstärkung der Cambiumtätigkeit äußert, nicht nur an einem einzigen Verdickungsring, sondern nach der Anzahl der entstandenen Cambiumringe zu beurteilen.

Außerdem sollte im zweiten Teil dieser Arbeit die Wirkung von schnellen Elektronen und von Röntgenstrahlen auf die Teilungstätigkeit

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen.

** Herrn Prof. Dr. J. SCHWEMMLE, der die Anregung zu der vorliegenden Arbeit gab, danke ich für das Interesse und die Förderung, die er meiner Arbeit zuteil werden ließ. Mein Dank gilt ferner den Herren Dr. F. WACHSMANN und Dr. BREUER, die mir bei der Bestrahlung der Objekte behilflich waren.

der Cambiumzellen verglichen werden. Untersuchungen von HOFMANN (1950) an tierischen Zellen hatten ergeben, daß durch Elektronenstrahlen vorzugsweise das in Teilung befindliche Gewebe geschädigt wird, während die umliegenden ruhenden Zellen wenig oder gar nicht angegriffen werden. Röntgenstrahlen dagegen schädigen alle Zellen in gleicher Weise. Zur Nachprüfung dieser Ergebnisse an pflanzlichen Zellen schien *Beta vulgaris* besonders geeignet zu sein, da, falls die Elektronenstrahlen nur die in Teilung befindlichen Cambiumzellen schädigen, aus dem zur Zeit der Bestrahlung ruhenden Parenchymgewebe weitere Cambiumringe entstehen müßten. Nach Röntgenbestrahlung ist dagegen die Ausbildung neuer Cambiumringe nicht zu erwarten.

1. Teil.

A. Material und Methode.

Als Testpflanzen mit anomaler Cambiumtätigkeit dienten rote und gelbe Eckendorfer Runkelrüben (*Beta vulgaris* L.) und Mangold (*Beta vulgaris* var. *cicla*). Zum Vergleich wurden verschiedentlich Versuche an *Helianthus annuus* und *Phaseolus multiflorus* vorgenommen.

Die zu prüfenden Wirkstoffe wurden in Form von Lanolinpasten auf die Schnittfläche der dekapitierten Pflanzen aufgetragen und alle 8—10 Tage erneuert. Zur Verwendung kamen Indol-3-Buttersäure (Firma Merck, Darmstadt), das Kaliumsalz der β-Indolylessigsäure und 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (Firma Bauer, Bremen), l-Tryptophan (Firma Hoffmann-Laroche, Grenzach), Ascorbinsäure und Cumarin (Firma Merck, Darmstadt). Außerdem wurden Pasten mit Pollen der *Oenothera longiflora* sowie der *Oenothera argentinea* hergestellt, um die teilungsauslösende Wirkung des Pollenwuchsstoffes festzustellen.

Alle Versuche wurden in den Gewächshäusern des Botanischen Institutes der Universität Erlangen in den Jahren 1951—1953 durchgeführt. Die in Blumentöpfen gezogenen Keimlinge wurden nach etwa 2 Wochen pikiert und zu je 7 in einen Topf gepflanzt. Nur Pflanzen gleicher Größe kamen zur Verwendung. Diese wurden nach 18—20 Tagen, vom Beginn der Keimung an gerechnet, kurz nach dem Erscheinen der ersten Folgeblätter, oberhalb der Kotyledonen dekapitiert und die Schnittfläche mit den entsprechenden Pasten bestrichen. Wenigstens 21 Versuchs- und 7 Kontrollpflanzen bildeten jeweils eine Versuchsreihe. Im Sommer bestand die Gefahr, daß das Lanolin schmolz und von der Dekapitationsfläche abfloß. Die Pflanzen mußten daher in einem kühlen Nordgewächshaus gehalten werden. *Helianthus annuus* und *Phaseolus multiflorus* wurden nach Angaben von KÜNNING (1949) behandelt und mit Wirkstoffen versehen. Bei Abbruch der Versuche wurden die Stengel in 70%igen Alkohol eingelegt und später in Handschnitten mikroskopisch untersucht.

Zur Herstellung der Pasten wurden je Pflanze 50 mg Lanolin, 1 Tropfen Leitungswasser und eine bestimmte Menge Wirkstoff miteinander verrieben. Cumarin, Tryptophan und 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure mußten, da sie sich in kaltem Wasser schlecht lösen, etwas erhitzt und dann mit dem Wollfett verrührt werden. Zur Lösung der Indol-3-Buttersäure wurde statt Leitungswasser je 1 Tropfen n/10 KOH je Pflanze genommen. Die Dosierung wurde bei β-Indolylessigsäure zwischen 0,1 mg und 2 mg, bei Indol-3-Buttersäure zwischen 0,1 mg und

1 mg, bei 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure zwischen 0,03 mg und 3 mg und bei Tryptophan zwischen 0,5 mg und 2 mg je Pflanze variiert. Cumarin wurde in Mengen von 0,00001 mg bis 1,5 mg und Ascorbinsäure in solchen von 0,25 mg bis 1 mg aufgetragen. Für die Pollenpasten wurden je Pflanze sämtlicher Pollen aus 1—3 Knospen der *Oenothera longiflora* oder der *Oenothera argentinea* verwendet. Dabei wurde entweder der Pollen aus den Theken der Antheren mit einer Nadel herausgestrichen und mit Lanolin vermischt, oder die ganzen Antheren wurden fein zerkleinert und dann mit Lanolin verrieben. Außerdem fand ein Extrakt aus *Beta vulgaris*-Kotyledonen Verwendung. Dafür wurden je Versuchspflanze 6 Kotyledonen von 3 Wochen alten Keimlingen in kleine Stücke zerschnitten und 12 Std lang mit Alkohol ausgezogen. Nach Filtration wurde der Alkohol abdestilliert und der Rückstand mit Wasser und Lanolin aufgenommen.

Zur mikroskopischen Untersuchung wurde bei *Beta vulgaris* der erste Querschnitt jeweils direkt unter den Kotyledonen ausgeführt.

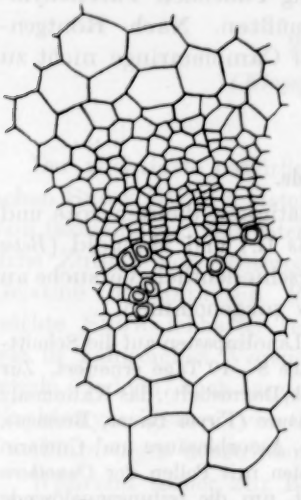


Abb. 1. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine 20 Tage alte Pflanze. Vergr. 1 : 180. *VR* Verdickungsring, wie in allen anderen Abbildungen.

B. Die Untersuchungen und ihre Ergebnisse.

PODEŠVA (1940) stellte bereits im Rahmen seiner Untersuchungen über den Einfluß von Wuchsstoffen der Auxingruppe auf die Knollenbildung bzw. Rübenentwicklung fest, daß durch Heteroauxineinfluß die Rübenbildung von *Beta vulgaris* beschleunigt werden kann, und zwar sowohl das Wachstum des Speichergewebes wie auch die Neubildung von Verdickungsringen. Er benutzte zu seinen Untersuchungen *Beta vulgaris*-Pflanzen, bei denen vor der Behandlung bereits 4—5 Cambiumringe vorhanden waren und deren Durchmesser 6—14 mm betrug. In den vorliegenden Untersuchungen wurden die Keimlinge bereits kurz nach Erscheinen der ersten Folgeblätter dekapitiert, in dem Stadium also, in dem der primäre Verdickungsring erst wenige Cambiumzellen aufwies und der Durchmesser der Keimlinge etwa 1,6—1,9 mm betrug. Der Einfluß der Wuchs- und Wirkstoffe wurde bei den folgenden Versuchen an Hand der Zahl der gebildeten Cambiumringe beurteilt. Abb. 1 zeigt einen Ausschnitt aus dem Querschnitt durch einen Keimling bei Versuchsbeginn, der dicht unter den Kotyledonen ausgeführt wurde. Der primäre Verdickungsring besteht hier nur aus wenigen Cambiumzellen und einigen Gefäßen.

Kontrollpflanzen. Zur Kontrolle wurden bei jeder Versuchsreihe einige dekapitierte Pflanzen mit Wasserpaste, bestehend aus 50 mg Lanolin und 1 Tropfen Leitungswasser je Pflanze, bestrichen. Der Wuchsstoffgehalt der belassenen Kotyledonen bewirkte, daß sich die

Cambiumzellen teilten und sich auch einige neue Gefäße herausdifferenzierten. Jedoch war das Xylem meist nur wenig entwickelt (Abb. 2). Mitunter war auch ein sekundärer Cambiumring entstanden, der aber nie mehr als 3—5 Cambiumzellen breit war; selten waren auch einige ausdifferenzierte, englumige Gefäße festzustellen. Außer den mit Wasserpaste behandelten dekapitierten Pflanzen wurden bei mehreren Versuchsreihen auch intakte Pflanzen zum Vergleich aufgezogen, bei denen im Querschnitt 3 bis 4 Cambiumringe zu sehen waren.

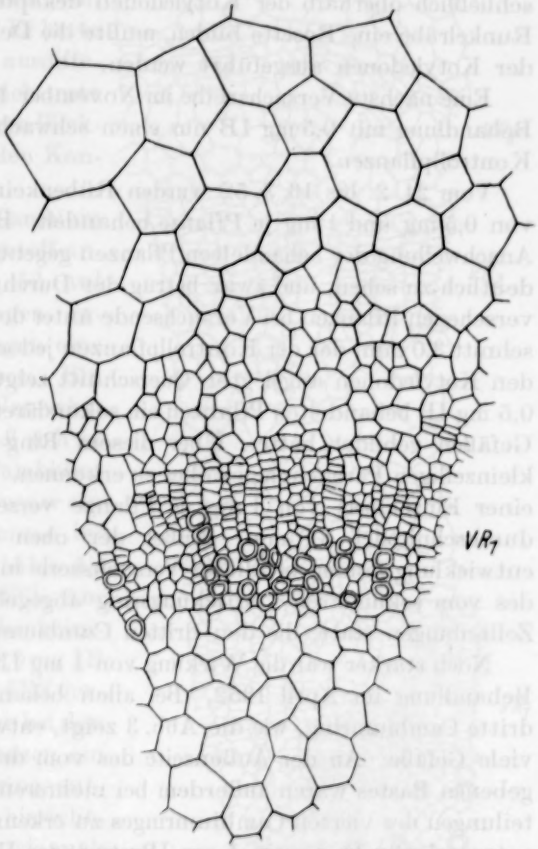


Abb. 2. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit Wasserpaste behandelte Kontrollpflanze. Vergr. 1:180.

Indol-3-Buttersäure (IB). Die IB wurde im Herbst 1951 und im Frühjahr 1952 an *Beta vulgaris* geprüft. Ende August gesäte rote Ekkendorfer Runkelrüben wurden am 14. 9. 51 unterhalb der Kotyledonen dekapitiert und mit Pasten von 0,5 mg IB je Pflanze bestrichen. Nach 6 Tagen war mehr als die Hälfte aller Pflanzen eingegangen. Der Rest wies nach weiteren 4 Tagen keinen Unterschied in der Cambiumentwicklung gegenüber den mit Wasserpaste behandelten Kontrollpflanzen auf. Zur gleichen Zeit mit der gleichen Menge Wuchsstoff versehene *Helianthus*-Keimlinge zeigten dagegen lebhafte Cambiumtätigkeit.

Bei einer weiteren Versuchsreihe im Oktober 1951 wurden daher 21 Pflanzen unterhalb und 21 Pflanzen oberhalb der Kotyledonen dekapitiert und mit Pasten von 0,5 mg IB je Pflanze versehen. Nach 10 Tagen waren die unterhalb der Kotyledonen dekapitierten Pflanzen eingegangen. Eine deutliche Förderung der Cambiumtätigkeit gegenüber den Kontrollpflanzen war dagegen nach 16 Tagen bei den oberhalb

der Kotyledonen dekapitierten Pflanzen zu bemerken. Außer einem breiten primären Cambiumring, der viele Gefäße enthielt, war bei allen Pflanzen ein zweiter Cambiumring entstanden, aus dem sich ebenfalls eine Anzahl von Gefäßen ausdifferenziert hatte.

In den weiteren Versuchen wurden daher die *Beta*-Keimlinge ausschließlich oberhalb der Kotyledonen dekapitiert. Da die Blätter der Runkelrübe eine Rosette bilden, mußte die Dekapitation dicht oberhalb der Kotyledonen ausgeführt werden.

Eine nächste Versuchsreihe im November 1951 zeigte nach 14tägiger Behandlung mit 0,5 mg IB nur einen schwachen Effekt gegenüber den Kontrollpflanzen.

Vom 24. 2. bis 16. 3. 52 wurden Rübenkeimlinge mit IB in Mengen von 0,5 mg und 1 mg je Pflanze behandelt. Bereits äußerlich war eine Anschwellung der behandelten Pflanzen gegenüber den Kontrollpflanzen deutlich zu sehen, und zwar betrug der Durchmesser der mit 0,5 mg IB versehenen Pflanzen bei Versuchsende unter den Kotyledonen im Durchschnitt 3,0 mm, der der Kontrollpflanzen jedoch nur 1,9 mm. Ein unter den Kotyledonen angelegter Querschnitt zeigte, daß sich bei allen mit 0,5 mg IB behandelten Pflanzen ein sekundärer Cambiumring mit vielen Gefäßen gebildet hatte. Über diesem Ring war meist eine Schicht kleinzelligen Parenchymgewebes zu erkennen. Der Durchmesser der mit einer Einzeldosis von 1 mg je Pflanze versehenen Keimlinge betrug durchschnittlich 3,8 mm. Außer der oben beschriebenen Cambiumentwicklung fanden bei dieser Versuchsserie in den oberen Zellschichten des vom sekundären Verdickungsring abgegebenen Phloems geordnete Zellteilungen statt, die den dritten Cambiumring zu bilden begannen.

Noch stärker war die Wirkung von 1 mg IB nach einer dreiwöchigen Behandlung im April 1952. Bei allen behandelten Pflanzen war der dritte Cambiumring, wie die Abb. 3 zeigt, entwickelt und enthielt meist viele Gefäße. An der Außenseite des vom dritten Cambiumring abgegebenen Bastes waren außerdem bei mehreren Pflanzen die ersten Zellteilungen des vierten Cambiumringes zu erkennen. Um diese Jahreszeit entsprach die Dosis von 1 mg IB etwa der Wuchsstoffmenge, die von Rübenblättern zur gleichen Zeit an das Hypokotyl abgegeben wurde, wie die zur Kontrolle aufgezogenen normalgewachsenen Pflanzen erkennen ließen. Der vierte Cambiumring war bei diesen Pflanzen oft ebenfalls schon angelegt, wobei die Breite der Cambiumringe derjenigen der mit Wuchsstoffpaste behandelten Keimlinge entsprach. Das Xylem war jedoch bei allen Cambiumringen der intakten Pflanzen besser ausgebildet.

Da bei *Helianthus* bereits eine Dosis von 0,1 mg IB die Cambiumtätigkeit auszulösen vermochte, wurde vom 17. 4. bis 6. 5. 52 eine Einzeldosis von 0,1 mg IB auch an Mangoldpflanzen getestet. Sie ergab jedoch hier nur eine geringe äußerliche Anschwellung; auch war die

Cambiumtätigkeit schwach im Vergleich zu den vorhergehenden Versuchen mit höheren Dosen. Der zweite Cambiumring war bei allen Keimlingen in einer Breite von 8—10 Zellreihen angelegt. Er hatte eine Anzahl von Gefäßen ausdifferenziert und unterschied sich trotz der verhältnismäßig geringen Wirkstoffdosis deutlich von den Kontrollpflanzen.

Im Mai sprach das Cambium besonders gut auf Wuchsstoff an. 0,5 mg IB, am 23. 5. 52 auf Rübenkeimlinge aufgetragen, erzeugte bereits nach 7 Tagen eine Anschwellung des Sprosses. Ein Querschnitt durch eine Versuchspflanze ließ erkennen, daß sich in dieser kurzen Zeit drei Cambiumringe gebildet hatten und sogar ein vierter bei 9 von 21 Pflanzen im Entstehen begriffen war (Abb. 4).

β-Indolylessigsäure (IES). Am 31. 5. 52 wurden je 21 Rübenkeimlinge nebeneinander mit 1,0 mg IB sowie mit 1 mg und 0,5 mg IES versehen. Nach 16 Tagen war bei den mit IES behandelten Pflanzen ein breiter dritter Cambiumring entstanden. Ein Unterschied hinsichtlich der Cambiumtätigkeit wie auch des Dickenwachstums war zwischen den mit 0,5 mg und den mit 1 mg IES behandelten Pflanzen nicht zu sehen. Bei der Vergleichsserie mit 1 mg IB war die Cambiumbildung etwas geringer.

Als weitere Reihe wurden Mangoldpflanzen Mitte Juni dekapitiert und mit 1 mg je Pflanze bestrichen. Nach 2 Wochen waren bei 17 Pflanzen zwei Cambiumringe

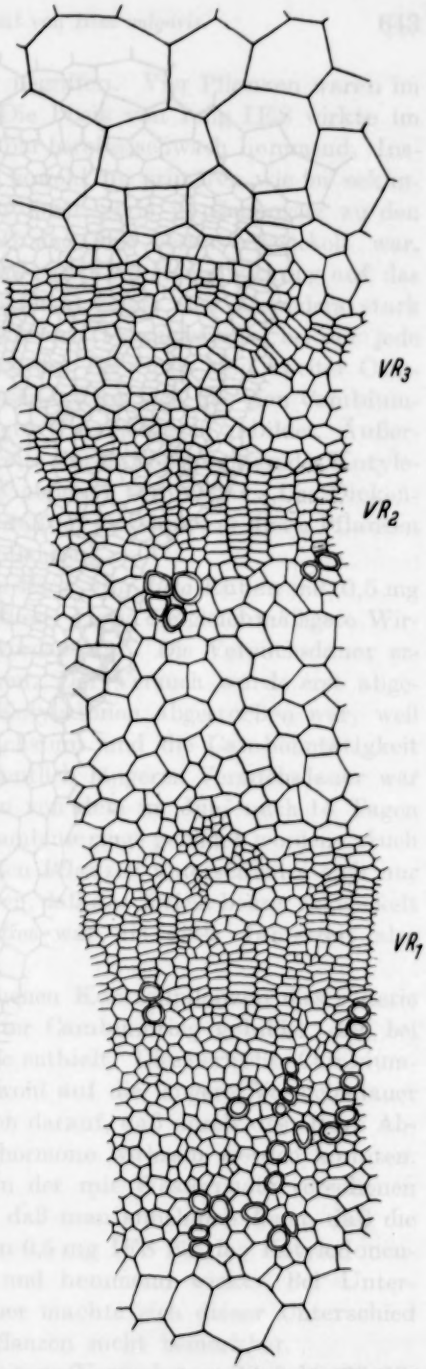


Abb. 3. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit 1 mg IB behandelte Pflanze. Behandlungsdauer: 22 Tage (1.—22. 4. 52). Vergr. 1:146.

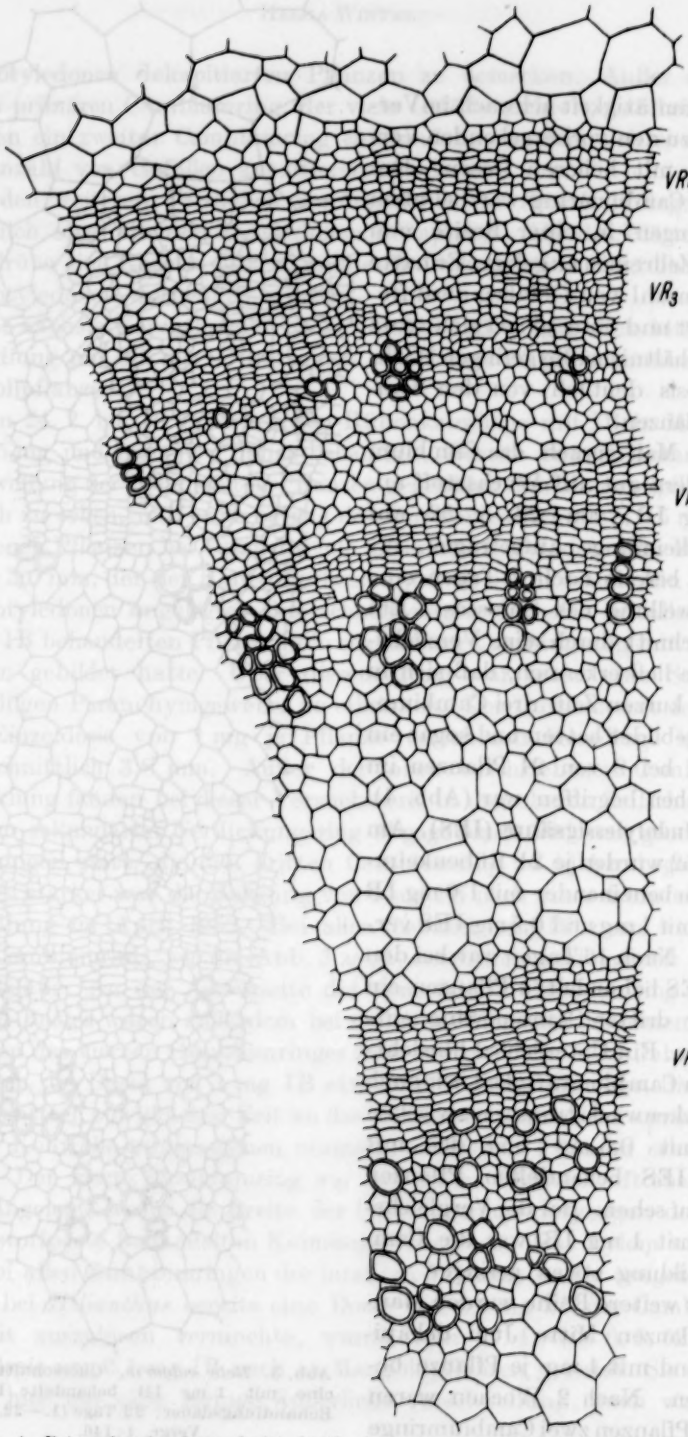


Abb. 4. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit 0,5 mg IES behandelte Pflanze. Behandlungsdauer: 7 Tage (23.—30. 5. 52). Vergr. 1:146.

angelegt und ein dritter in Bildung begriffen. Vier Pflanzen waren im Wachstum sehr zurückgeblieben. Die Dosis von 1 mg IES wirkte im Juni bei diesen 4 Keimlingen offenbar bereits schwach hemmend. Insgesamt zeigte sich, daß das Xylem sowohl im primären wie im sekundären Verdickungsring der Pflanzen dieser Serie im Gegensatz zu den vorhergehenden Versuchen mit IB und IES besser entwickelt war.

Die beim vorigen Versuch bereits sichtbare Hemmwirkung auf das Wachstum und die Cambiumentwicklung zeigte sich besonders stark bei einer vom 17. 7. bis 1. 8. 52 laufenden Versuchsreihe, bei der jede Pflanze mit 2,0 mg IES versehen wurde. Es wurde kein zweiter Cambiumring mehr angelegt. Statt dessen hatten sich aus den Cambiumzellen des primären Verdickungsringes Wurzelanlagen gebildet. Äußerlich machte sich die Hemmung bereits durch Einkrümmen der Kotyledonen, die nach etwa einer Woche abfielen, bemerkbar. Das Dickenwachstum wurde völlig gehemmt, so daß der Durchmesser dieser Pflanzen geringer war als der der Kontrollpflanzen.

Am 21. 8. 52 wurde eine weitere Serie von *Beta*-Rüben mit 0,5 mg IES je Pflanze behandelt, da mit dieser Dosis die gleichmäßigste Wirkung bei allen Versuchen erzielt worden war. Die Versuchsdauer erstreckte sich diesmal über 6 Wochen. Der Versuch wurde erst abgebrochen, als ein großer Teil der Kotyledonen abgestorben war, weil dadurch erfahrungsgemäß das Wachstum und die Cambiumtätigkeit beeinträchtigt wird. Trotz der wesentlich längeren Versuchsdauer war das Ergebnis nicht sehr verschieden von dem im Juni nach 14 Tagen erzielten. Es waren ebenfalls drei Cambiumringe gebildet worden. Auch die gleichzeitig aufgezogenen intakten Pflanzen unterschieden sich nur dadurch von den mit IES behandelten, daß das Xylem besser entwickelt war. Die Wirkung des Wuchsstoffes war um diese Jahreszeit also bedeutend geringer.

Bei den mit Wasserpaste versehenen Kontrollpflanzen dieser Serie hatte sich aber ebenfalls ein zweiter Cambiumring gebildet, der bei wenigen Pflanzen auch einige Gefäße enthielt. Diese erhöhte Cambiumtätigkeit der Kontrollpflanzen ist wohl auf die längere Versuchsdauer zurückzuführen, möglicherweise auch darauf, daß durch das öftere Abschneiden der Seitensprosse Nekrohormone wirksam werden konnten. Außerdem wurden die Kotyledonen der mit Wasserpaste versehenen Pflanzen größer und fleischiger, so daß man annehmen kann, daß die aufgetragene Heteroauxinmenge von 0,5 mg IES für das Kotyledonenwachstum schon überoptimal ist und hemmend wirkt. Bei Untersuchungen mit kurzer Versuchsdauer machte sich dieser Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrollpflanzen nicht bemerkbar.

Das gleiche Resultat ergab ein weiterer Versuch vom 26. 9. bis 28. 10. 52. Die mit 0,5 mg behandelten Pflanzen wiesen drei mehr oder weniger breit ausgebildete Cambiumringe auf. Die Kontrollen mit Wasserpaste hatten wieder einen zweiten Cambiumring ausgebildet.

β-Indolylessigsäure und Indol-3-Buttersäure beeinflussen also die Cambiumtätigkeit von *Beta vulgaris* gegenüber den Wasserpasten-Kontrollversuchen ganz beträchtlich. Bereits 0,1 mg Heteroauxin fördert die Cambiumbildung; unter Einfluß von 0,5 mg und 1 mg geht die Entwicklung des Cambiums rasch vor sich, und es bilden sich nacheinander mehrere Cambiumringe, während bei den Kontrollversuchen meist nur ein Ring entsteht. Hohe Dosen (2 mg) hemmen die Cambiumentwicklung weitgehend und führen zur Bildung von Wurzelanlagen aus den Cambiumzellen des primären Verdickungsringes. Auch die Jahreszeit hat einen gewissen Einfluß auf die Wirksamkeit des Heteroauxins, wobei das Maximum der Wirkung im Sommer, das Minimum im Winter liegt.

Die Breite der Cambiumringe schwankt bei intakten Pflanzen zwischen 7 und 14 Cambiumzellreihen und liegt auch bei mit Wuchsstoff behandelten Pflanzen in diesen Grenzen. Auf die Breite des Cambiums in den Verdickungsringen hat das Heteroauxin keinen Einfluß. Dagegen ließ sich bei intakten Pflanzen und bei Verwendung höherer Dosen von Heteroauxin eine stärkere Ausdifferenzierung im Xylem feststellen. Äußerlich war die Wirkung des Heteroauxins durch eine Anschwellung des Sprosses unter den Kotyledonen sichtbar. Dabei war der Durchmesser der Mangoldkeimlinge stets geringer als der der Runkelrübenkeimlinge. Die Wirkung der IES, die am stärksten in der Nähe der Schnittfläche ist, läßt sich durchschnittlich bis zu 1 cm von der Schnittfläche abwärts verfolgen.

Tryptophan. Eine deutlich sichtbare Förderung der Cambiumtätigkeit konnte von Juni bis Oktober 1952 auch durch tryptophanhaltige Pasten erreicht werden. Vom 17. 6. bis 3. 7. wurden je 21 Rübenkeimlinge mit 0,5 bzw. 1 mg Tryptophan behandelt. Beide Dosen wirkten etwa gleich stark anregend auf die Cambiumtätigkeit der Keimlinge. Das Dickenwachstum jedoch wurde durch 0,5 mg Tryptophan stärker gefördert als durch 1 mg. Bereits nach einer Woche war bei allen Pflanzen der sekundäre Cambiumring und daraus eine Anzahl von Gefäßen entstanden, während bei den Kontrollpflanzen noch keine Zellteilungen zur Anlage des sekundären Cambiumringes zu sehen waren. Nach 16 Tagen erstreckte sich der sekundäre Ring über eine Breite von 7—10 Cambiumzellen. Eine große Zahl von Gefäßen war unregelmäßig im Xylem dieses Ringes verteilt. Der dritte Cambiumring, der bei 50% der Pflanzen bis zum Versuchsende entstanden war, hatte eine Breite von 4—6 Zellreihen erreicht und auch einige Gefäße ausdifferenziert.

In einem weiteren Versuch wurden Mangoldpflanzen ab 17. 7. 52 2 Wochen lang mit 1 mg bzw. 2 mg Tryptophan je Pflanze versehen. Dabei bewirkte 1 mg bei allen Pflanzen die Entstehung eines sekundären Cambiumringes in einer Breite von 5—7 Zellen; zahlreiche Gefäße hatten

sich ausdifferenziert. Darüber hinaus waren bei allen Pflanzen die ersten Zellteilungen zur Anlage des dritten Cambiumringes zu erkennen.

Während bei Behandlung mit 1 mg die Ergebnisse bei allen Pflanzen ziemlich einheitlich waren, traten bei 2 mg merkliche Unterschiede in der Wirkung auf. Bei 4 Pflanzen hatte der dritte Cambiumring bereits normale Breite erreicht, während 3 Pflanzen sichtlich im Wachstum gehemmt worden waren und in ihrer Cambiumentwicklung den Kontrollpflanzen mit nur einem Cambiumring entsprachen. Die übrigen 12 Pflanzen entwickelten sich so wie die mit 1 mg Tryptophan behandelten Mangoldkeimlinge.

Ein weiterer Versuch wurde am 4. 10. angesetzt und dauerte bis zum 5. 11. 52. Die Pasten, die 0,75 mg bzw. 1,5 mg Tryptophan enthielten, wurden dreimal erneuert. Die Wirkung beider Dosen auf die Cambiumtätigkeit war gleich. Die Mehrzahl der Pflanzen enthielt zwei Cambiumringe, in denen viele Gefäße ausgebildet waren, während bei einigen Pflanzen ein dritter Cambiumring entwickelt war, in dem es jedoch nicht zur Ausbildung von Gefäßen gekommen war.

Wenn wir die Tryptophanversuche zusammenfassen, so zeigt sich, daß sich die mit Tryptophan behandelten Pflanzen anatomisch nicht von den mit Heteroauxin behandelten unterschieden; doch war die Wirksamkeit des Tryptophans etwas geringer als die des Heteroauxins. So wurde bei keiner Pflanze durch hohe Tryptophangaben Wurzelbildung ausgelöst; auch erstreckte sich die Wirkung des Tryptophans nur 4—5 mm von der Schnittfläche abwärts.

2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D). Die zunächst an *Helianthus* und *Phaseolus* durchgeführten Versuche zeigten, daß 2,4-D bereits in sehr geringen Mengen stark anregend sowohl auf das Längenwachstum als auch auf die Cambiumbildung und -tätigkeit wirkt. Durch 0,03 mg wurde an *Helianthus* das Längenwachstum zum Teil auffällig stark gefördert. Ein Querschnitt unter der Dekapitationsfläche zeigte, daß ein außerordentlich breiter Cambiumring entstanden war, der eine Schicht sekundären Xylems abgegeben hatte. Bei manchen Pflanzen waren aus dem interfascicularen Cambium Wurzelanlagen entstanden, die sich 1—1,5 mm weit sproßabwärts verfolgen ließen. Eine Dosis von 0,3 mg 2,4-D förderte das Längenwachstum nur wenig. Der Cambiumring war breit entwickelt und hatte 6—8 Zellreihen sekundären Xylems abgegeben. Die Sekundärgefäße blieben auffallend englumig.

Die Versuche an *Phaseolus* ergaben hinsichtlich der Cambiumtätigkeit und der Wurzelbildung im allgemeinen die gleichen Ergebnisse, das Längenwachstum dagegen wurde durch beide Konzentrationen nicht gefördert. Sämtliche Pflanzen dieser Serie hatten große Wurzelanlagen ausgebildet, die sich aus dem interfascicularen Cambium ausdifferenzierten.

Auch *Beta vulgaris* sprach schon auf geringe Dosen der 2,4-D an. So wurde durch Behandlung von Mangoldpflanzen (18. 6. bis 2. 7. 52) mit 0,05 mg und 0,005 mg 2,4-D je Pflanze eine Förderung des Dickenwachstums erreicht, das bis zu 1,5 cm abwärts festzustellen war.

Dabei bewirkten 0,05 mg eine normale Entwicklung des primären Ringes, wobei durchschnittlich 7—10 Cambiumzellreihen entstanden, aus denen sich viele englumige Gefäße bildeten. Der sekundäre Ring war bei allen Pflanzen angelegt. Mehrere Wurzelanlagen waren festzustellen.

Die Dosis von 0,005 mg 2,4-D veranlaßte ebenfalls die Bildung eines zweiten Cambiumringes. Aus dem Cambium des sekundären Ringes entwickelten sich viele in Reihen angeordnete Gefäße. Wurzelanlagen entstanden bei dieser Versuchsreihe nicht. Bemerkenswert war bei dieser Serie ein ungewöhnlich starkes Längenwachstum der Rübenhypokotyle.

Ab 26. 9. 52 wurde eine weitere Serie von Runkelrüben bei dreimaliger Pastenerneuerung bis zum 28. 10. 52 mit 0,3 mg, 0,03 mg und mit 0,003 mg 2,4-D je Pflanze behandelt. Die mit 0,3 mg versehenen Pflanzen krümmten sich ein, verloren nach wenigen Tagen ihre Kotyledonen und gingen kurz darauf ein. Nach 6 Tagen war bei ihnen noch kein zweiter Cambiumring entstanden, statt dessen jedoch eine Anzahl von Wurzelanlagen aus den Cambiumzellen des primären Ringes.

Die Dosis von 0,03 mg 2,4-D beeinflußte das Längenwachstum kaum. Aus dem Cambium des primären Ringes bildeten sich Wurzelanlagen. Bei den meisten Pflanzen war außerdem ein sekundärer Cambiumring entstanden. Außer einigen aus dem Cambium abstammenden Gefäßen hatten sich bei wenigen Pflanzen mehrere Gruppen von Gefäßen aus den noch unvollständig ausdifferenzierten Parenchymzellen zwischen dem ersten und zweiten Cambiumring entwickelt.

Bei einer Dosis von 0,003 mg 2,4-D zeichneten sich alle Pflanzen durch ein besonders starkes Längenwachstum aus; auch die Cambiumtätigkeit wurde sehr gefördert. Bei der Hälfte der Pflanzen entwickelten sich vier Cambiumringe, von denen nur die ersten beiden Holz mit englumigen Gefäßen ausdifferenzierten; dagegen waren bei den restlichen Pflanzen drei Cambiumringe vorhanden, die alle drei reichlich Holz abgegeben hatten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure die Cambiumtätigkeit von *Beta vulgaris* beeinflußt, wobei sie etwa hundertmal wirksamer ist als das Heteroauxin.

Cumarin. Zu den Cumarinversuchen wurden während der Monate Mai bis Oktober 1951 Dosen von 0,01 mg, 0,001 mg, 0,0001 mg und 0,00001 mg Cumarin je Pflanze verwendet. Als Testpflanzen dienten zunächst *Helianthus annuus*- und *Phaseolus multiflorus*-Keimlinge.

Die Wirkung des Cumarins auf die Cambiumtätigkeit entsprach dabei der Wirkung niedriger IB-Gaben. Die beste Wirkung konnte durch 0,01 mg Cumarin erzielt werden. Geringere Konzentrationen zeigten eine in zunehmendem Maße schwächere Wirkung. Eine Einzeldosis von 0,0001 mg Cumarin löste gerade noch einige Zellteilungen im fascicularen Cambium aus, während mit der Dosis von 0,00001 mg Cumarin keine Cambiumbildung mehr erzielt werden konnte. Eine sehr starke Wirkung wurde schließlich durch kombinierte Gaben von 0,1 mg IB und 0,01 mg Cumarin erreicht.

1952 kamen daher außer den niedrigen Konzentrationen auch noch einige höhere zur Verwendung. Wieder dienten *Helianthus*- und *Phaseolus*-Keimlinge als Testpflanzen. Sie wurden mit Dosen von 1,5 mg, 1 mg, 0,5 mg, 0,1 mg, 0,05 mg, 0,03 mg, 0,01 mg, 0,005 mg und 0,0005 mg Cumarin, sowie mit Kombinationen von Heteroauxin und Cumarin behandelt.

1,5 mg und 1 mg Cumarin riefen schon nach 2—3 Tagen eine auffällige Anschwellung der Sproßenden hervor. Nach 3—4 Tagen färbten sich diese graubraun, wurden schlaff und waren bei mehr als der Hälfte der Pflanzen nach 6 Tagen eingegangen.

0,5 mg Cumarin rief dagegen eine starke Cambiumtätigkeit hervor. Die Anschwellung reichte etwa 1 cm abwärts. Die Markzellen unterhalb der Dekapitationsfläche waren bis zu 4 mm abwärts zerrissen, der so entstandene Hohlraum mit der aufgetragenen Paste ausgefüllt und die umliegenden Zellen auseinandergedrängt. Die Cambiumzellen waren unregelmäßig angeordnet, so daß man erst 1—2 mm unterhalb der Dekapitationsfläche den breit entwickelten geschlossenen Cambiumring erkennen konnte. Ganz ähnlich wirkte auch 0,1 mg Cumarin.

Bei Behandlung mit 0,05 mg und 0,03 mg zeigten sich bereits dicht unter der Dekapitationsfläche geordnete Zellteilungen. Bei 0,1 mg ließ die Wirkung etwas nach und bei 0,005 mg wurde das interfasciculare Cambium nur noch 3—5 Zellreihen breit. Durch 0,0005 mg Cumarin wiederum wurde nur noch das fasciculare Cambium zu schwacher Teilungstätigkeit angeregt. Bei mit 0,05 mg und 0,5 mg Cumarin behandelten *Helianthus*-Keimlingen zeigten sich zudem starke Teilungen im Perizykel, die über fast jedem Siebteil 4—5 Reihen nebeneinanderliegende rechteckige Zellen bildeten.

Je größer die Dosis des aufgetragenen Cumarins war, um so stärker wurden die Markzellen der *Helianthus* und *Phaseolus*-Keimlinge auseinandergedrängt, und um so unregelmäßiger waren die Cambiumzellen unterhalb der Dekapitationsfläche angeordnet. Wurzelanlagen entstanden auch nach Behandlung mit hohen Cumarindosen nicht. Die Gefäße im spärlich gebildeten Xylem waren selten und englumig. Das Längenwachstum war stets gehemmt. Die durch Cumarin hervorgerufenen

Calli unterschieden sich auch in der Form äußerlich von denjenigen, die unter Einfluß von Heteroauxin gebildet wurden (Abb. 5). Während die durch Heteroauxin hervorgerufenen Calli ihren größten Durchmesser an der Dekapitationsfläche hatten und spitz zuliefen, lag der größte Durchmesser der durch Cumarinbehandlung gebildeten meist etwas unterhalb der Schnittfläche.

Die Anregung der Cambiumtätigkeit durch Cumarin konnte auch bei *Beta*-Rüben beobachtet werden. Keimlinge von *Beta vulgaris* wurden im April 18 Tage lang mit 0,1 mg Cumarin je Pflanze behandelt. Bei den

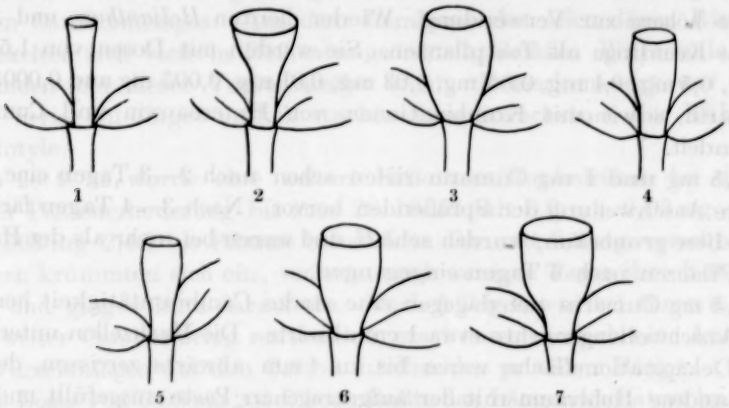


Abb. 5. Epikotylstümpfe (mit angedeuteten Kotyledonen und Hypokotylen) von *Helianthus annuus* nach Behandlung mit: 1. Wasserpaste, 2. 0,5 mg Heteroauxin, 3. 0,5 mg Cumarin, 4. 0,05 mg Cumarin, 5. 0,005 mg Cumarin, 6. 0,1 mg Heteroauxin + 0,05 mg Cumarin, 7. 0,5 mg Heteroauxin + 0,005 mg Cumarin. Die Durchmesser der Epikotyle unter der Dekapitationsfläche betragen im Durchschnitt bei 1: 2,1 mm, 2: 6,6 mm, 3: 6,7 mm, 4: 4,2 mm, 5: 4,0 mm, 6: 5,5 mm, 7: 6,5 mm.

Kontrollpflanzen war der sekundäre Cambiumring nur durch wenige Zellteilungen angedeutet. Die behandelten Pflanzen dagegen hatten entweder zwei Cambiumringe, die mehrere Gefäße gebildet hatten, oder auch einen dritten Cambiumring entwickelt.

Zwei weitere Versuchsreihen wurden am 23. 5. 52 angesetzt und nach einmaliger Erneuerung der Pasten am 3. 6. 52 beendet. Die Dosis betrug je Pflanze 0,5 mg bzw. 0,05 mg Cumarin. Bei Behandlung mit 0,5 mg waren 2—3 Cambiumringe entstanden, die jedoch meist keine geschlossenen konzentrischen Ringe ,sondern nur Stücke davon bildeten, deren Ränder sich nach innen einbogen. Gefäße traten selten auf. Die Wirkung von 0,05 mg war nur schwach. Ein zweiter Cambiumring war zwar bei allen Pflanzen sichtbar, enthielt jedoch kaum Gefäße.

Vom 21. 8. bis 2. 10. 52 wurde bei viermaliger Erneuerung der Wirkstoffpasten 0,5 mg Cumarin auf Rübenkeimlingen getestet. Die Wirkung bestand bei allen Pflanzen in der Bildung von 3 Verdickungs-

ringen, die aber nur zum Teil englumige Gefäße im nicht stark ausgebildeten Xylem enthielten.

Aus diesen Versuchen kann man schließen, daß auch der Hemmstoff Cumarin in entsprechender Konzentration von 0,01—0,5 mg anregend auf die Cambiumbildung und Cambiumtätigkeit von *Beta vulgaris* wirkt. Ein äußerlich sichtbarer Unterschied bezüglich der Anschwellung zwischen den mit Cumarin und den mit Heteroauxin behandelten Pflanzen, wie er bei *Helianthus* zu sehen war, konnte an *Beta vulgaris*-Keimlingen nicht beobachtet werden. Das Längenwachstum wurde bei allen mit Cumarin behandelten Pflanzen unterdrückt, ebenso wurde die Gefäßbildung gehemmt.

Ascorbinsäure. Auch auf Pasten mit Ascorbinsäure sprachen Rübenkeimlinge durch stärkere Teilungstätigkeit der Cambiumzellen an. Nach einer 18tägigen Behandlung (4.—22. 4. 52) mit 0,5 mg wies der größte Teil der Pflanzen zwei Cambiumringe, die zahlreiche Gefäße entwickelt hatten, auf. Bei einigen Pflanzen war eine außerordentlich starke Wirksamkeit zu beobachten; bei ihnen waren vier, jedoch noch unvollständig entwickelte Verdickungsringe zu erkennen.

Eine 0,25 mg Ascorbinsäure je Pflanze enthaltende Paste, die am 17. 4. 52 auf Mangoldkeimlinge aufgetragen wurde, bewirkte nach 20 Tagen nur eine breitere Ausbildung des sekundären Cambiumringes als bei den Kontrollpflanzen.

Eine Dosis von 1 mg Ascorbinsäure wurde schließlich vom 21. 8. bis 2. 10. bei viermaliger Erneuerung der Pasten auf Rübenkeimlinge aufgestrichen. Bei allen Pflanzen war ein dritter breiter Cambiumring entstanden. Das Xylem war nur spärlich entwickelt. Die Kotyledonen erreichten die gleiche Größe wie die der Kontrollpflanzen, während die Keimblätter der gleichzeitig mit 0,5 mg IES behandelten *Beta*-Rüben im Wachstum zurückblieben. Gesteigertes Längenwachstum, wie es zum Teil bei den zum Vergleich durchgeführten Versuchen an *Helianthus* beobachtet werden konnte, trat bei Rübenkeimlingen nicht auf.

Pollenwuchsstoff. Zu Versuchen mit natürlichem Wuchsstoff dienten Pollenkörner von Oenotheren. Während der Monate Juli und August wurden Antheren und Pollen der *Oenothera longiflora*, die ein 12—15 cm langes Hypanthium ausbildet, und der *Oenothera argentinea*, deren Hypanthien nur 1 cm lang werden, mit Lanolin zu Pasten verrührt und auf dekapitierte *Helianthus annuus*- und *Beta vulgaris*-Keimlinge aufgetragen.

Die Wirkung des Pollenwuchsstoffes war im allgemeinen gering, vermutlich, weil zu wenig Pollen je Pflanze Verwendung fand. Doch wurde bei *Helianthus* sowohl das Längenwachstum gefördert, als auch die Bildung von fascicularem und interfascicularem Cambium angeregt. Dabei war die Wirkung der Paste, die aus Pollen und Antheren dreier

junger Knospen der *Oenothera longiflora* mit einer Hypanthienlänge von 3—5 cm hergestellt war, nur etwas geringer als die von 0,03 mg IES. Weniger wirksam waren Pasten aus Pollen von 3 *Oenothera longiflora*-Knospen, deren Hypanthien bereits 10—12 cm lang waren, sowie Pasten aus Antheren und Pollen dreier Knospen der *Oenothera argentinea*. Das äußere Erscheinungsbild der mit Pollenwuchsstoff behandelten Pflanzen zeigte keinen Unterschied zu den Pflanzen, die mit IES behandelt wurden.

Eine Anregung der Cambiumtätigkeit durch den Pollenwuchsstoff zeigte sich ebenfalls bei Behandlung von *Beta vulgaris*. In einer Versuchsreihe, die vom 17. 7. bis 1. 8. 52 dauerte, wurden folgende Pastenzusammensetzungen verwendet: 1. Antheren und Pollen von einer Knospe der *Oenothera longiflora* je Pflanze, deren Hypanthienlänge 4—5 cm betrug; 2. Antheren und Pollen dreier Knospen der *Oenothera longiflora* mit 4—5 cm langen Hypanthien je Pflanze; 3. Pollen und Antheren dreier Knospen der *Oenothera longiflora* je Pflanze mit einer Hypanthienlänge von 10—12 cm.

Wie bei *Helianthus* zeigte auch hier die aus jungen *Oenothera*-Knospen hergestellte Paste die größte Wirkung sowohl auf das Erstarkungswachstum als auch auf die Cambiumtätigkeit. Bei den meisten der mit Pollen dreier junger *Oenothera longiflora*-Knospen behandelten Pflanzen war der dritte Cambiumring schon zu erkennen, wenngleich auch nur in einer Breite von 2—4 Zellreihen. Nach Behandlung mit den Pasten, deren Zusammensetzung unter 1. und 3. beschrieben wurde, war es dagegen nur zur Ausbildung eines zweiten Cambiumringes gekommen, der zudem nur wenige Gefäße ausgebildet hatte.

Kotyledonenextrakt. Obwohl die Pastenmethode für Pflanzenextrakte sehr ungeeignet ist, da bei ihrer langen Reaktionszeit die vielfach mitextrahierten Hemmstoffe besonders gut wirken können (SÖDING 1952), wurde in einer Versuchsreihe auch ein Extrakt aus *Beta vulgaris*-Kotyledonen verwendet. Dafür wurden je Pflanze 6 Kotyledonen von 3 Wochen alten Pflanzen wie oben beschrieben extrahiert. Der Versuch im Juni dauerte 16 Tage. Zwar unterschieden sich die Versuchspflanzen sowohl im Durchmesser als auch bezüglich der Cambiumentwicklung von den Kontrollpflanzen, doch war die Wirkung nur gering. Ein zweiter Cambiumring wurde angelegt. Er wies aber im allgemeinen erst wenige Gefäße auf.

C. Besprechung der Ergebnisse.

Wie bereits eingangs erwähnt, erschien *Beta vulgaris* auf Grund ihres anomalen Dickenwachstums besonders geeignet, anschauliche Ergebnisse bezüglich der Einwirkung verschiedener Wirkstoffe auf die Cambiumtätigkeit und das Dickenwachstum zu liefern.

Als erste Voraussetzung hierzu mußte natürlich die Forderung nach der eindeutigen Beurteilungsmöglichkeit der Wirkung des bestimmten Stoffes gegenüber Kontrollpflanzen erfüllt sein. Das ist der Fall. Bei allen mit Wasserpasten behandelten Kontrollpflanzen zeigte sich, mit nur geringen Schwankungen, ein gleichbleibender Zustand: es entstand ein Cambiumring, dessen Bildung wohl auf dem Nährstoff- und Wuchsstoffgehalt der Kotyledonen und auf der Aktivierung geringer Wuchsstoffmengen im Cambium selbst beruht. Eine gewisse Einschränkung in der Brauchbarkeit von *Beta vulgaris* als Testpflanze ergibt sich aber dadurch, daß wahrscheinlich auch Nekrohormone auf die Teilungstätigkeit des Cambiums einen gewissen Einfluß haben, da die in den Achseln der Kotyledonen entstehenden Seitensprosse, die sonst die Pasten mit sich in die Höhe geschoben hätten, entfernt werden mußten. Sie entwickeln sich bei mit Wasserpasten behandelten Pflanzen besonders schnell, während sie im Wachstum um so stärker gehemmt werden, je größer die Menge des verwendeten Wirkstoffes ist. In Versuchsreihen, die sich über mehrere Wochen hinziehen, entsteht daher durch das öftere Abschneiden dieser neuen Blätter und die dadurch entstehenden Nekrohormone in den Kontrollpflanzen noch ein zweiter Cambiumring, der allerdings meist keine Gefäße ausdifferenziert hat. Exakte Vergleiche können daher nur bei kurzer Versuchsdauer gezogen werden. Auffallend ist, daß bei länger dauernden Versuchsreihen die Kotyledonen der Kontrollpflanzen größer und fleischiger werden als bei Behandlung mit Wirkstoffen. Die zur Anregung der Cambiumtätigkeit notwendige Wirkstoffdosis ist demnach für das Kotyledonenwachstum überoptimal, wirkt also hemmend. Eine Ausnahme bilden nur mit Ascorbinsäure behandelte *Beta*-Rüben, deren Kotyledonen trotz Anlegung mehrerer Cambiumringe die gleiche Größe wie die der Kontrollpflanzen erreichen.

Wenn wir nun die Wirksamkeit der verwendeten Stoffe zusammenfassend betrachten, so hat sich dabei im einzelnen folgendes Bild ergeben:

Die beiden *Indolverbindungen*, die β-Indolylessigsäure und die Indol-3-Buttersäure, rufen in Mengen von 0,5 mg und 1 mg je Pflanze die Bildung von 3—4 Cambiumringen hervor. Diese unterscheiden sich damit sehr deutlich von den Kontrollpflanzen. Auch auf kleinere Mengen dieses Wuchsstoffes spricht *Beta vulgaris* noch an, doch ist die Cambiumtätigkeit in diesen Fällen entsprechend geringer. Die Breite der durch die künstlich zugeführten Wuchsstoffe hervorgerufenen Cambiumringe entspricht im allgemeinen derjenigen der intakten Pflanzen; sie unterscheiden sich dadurch von den natürlichen Cambiumringen, daß bei diesen das Xylem meist besser entwickelt ist. Zwar kann durch höhere Heteroauxingaben bei den dekapitierten Pflanzen die Bildung des Xylems verstärkt werden; sie erreicht jedoch nie das Ausmaß, das an undekapitierten zu beobachten ist. Wir müssen also daraus schließen,

daß durch die beiden Wuchsstoffe IES und IB zwar die Cambiumtätigkeit ausgelöst werden kann, daß die Differenzierung der vom Cambium abgegebenen Zellen zu den spezifischen Elementen des Xylems aber von dem Vorhandensein eines oder mehrerer anderer Stoffe abhängt. Auch aus Versuchen JOSTS (1940) an *Phaseolus* ist zu entnehmen, daß der Wuchsstoff nur die Cambiumbildung anregt, also Teilungen auslöst, daß er aber nicht der Faktor ist, der die Gefäßbildung ermöglicht. In diesem Zusammenhang ist auch auf die von PODEŠVA angenommenen „rübenbildenden Hormone" hinzuweisen, die er in seinen Versuchen ebenfalls durch Heteroauxin nicht vollständig ersetzen konnte.

Die Wirkung von IES bzw. IB auf die Teilungstätigkeit des Cambiums kann vielfach so groß sein, daß sich bei Anwendung höherer Dosen mitunter ein neuer, breiter und geschlossener Cambiumring bildet, bevor in dem darunterliegenden die Differenzierung des Xylems stattfand. Die gleiche Erscheinung war, wenn wir dieses Ergebnis hier gleich vorwegnehmen, auch bei einigen mit Tryptophan, Ascorbinsäure und Cumarin behandelten Pflanzen zu beobachten. Dosen von mehr als 1 mg IES bzw. IB je Pflanze hemmen das Dickenwachstum und die Cambiumtätigkeit; statt eines zweiten Cambiumringes entstehen aus den Cambiumzellen des primären Ringes mehrere Wurzelanlagen.

MOUREAU (1939), der durch Behandlung von *Coleus*-Stecklingen mit Heteroauxin zunächst eine beschleunigte Bildung von interfascicularem Cambium und dann die Bildung von Wurzelanlagen erzielte, nimmt an, daß die Wurzelbildung ein sekundärer Vorgang ist, also nicht direkt durch das Heteroauxin hervorgerufen wird, sondern eine Folge der erhöhten Cambiumtätigkeit ist. Auch bei eigenen Versuchen an *Helianthus* waren nach Behandlung mit höheren Wuchsstoffgaben neben einem sehr breiten geschlossenen Cambiumring große Wurzelanlagen entstanden, so daß auch hier Intensität der Cambiumtätigkeit und Wurzelbildung zusammenhingen.

Bei *Beta vulgaris* liegen dagegen die Verhältnisse anders. Mit steigenden Wuchsstoffgaben nimmt zunächst die Cambiumtätigkeit zu, d. h. es werden nacheinander mehr Cambiumringe gebildet als bei den Kontrollpflanzen. Bei noch weiterer Steigerung der Wirkstoffgaben tritt dann aber eine Hemmung ein, so daß schließlich nur mehr der erste Cambiumring zur Ausbildung gelangt. Ganz anders aber ist die Abhängigkeit der Wurzelbildung von der Wirkstoffdosis. Wurzelbildung erfolgt nur bei hohen Dosen, die auf die Cambiumtätigkeit bereits stark hemmend wirken. Sie kann also nicht als Folge einer besonders intensiven Cambiumtätigkeit aufgefaßt werden. Nach den Versuchen an *Beta vulgaris* scheinen die Anregung der Cambiumtätigkeit und die Auslösung von Wurzelbildung zwei voneinander unabhängige Prozesse zu sein, für die zwar ähnliche Stoffe, jedoch in verschieden hohen Konzen-

trationen erforderlich sind. Wenn wir gelegentlich beobachten, daß bei hohen Konzentrationen zwei Cambiumringe entstanden sind, darüber hinaus aber im ersten Cambiumring sich Wurzelanlagen gebildet haben, so ist diese Erscheinung vielleicht darauf zurückzuführen, daß die hohen Wirkstoffkonzentrationen zunächst die Cambiumtätigkeit gehemmt, aber die Wurzelbildung ermöglicht haben, daß aber nach einigen Tagen die Wirkung der aufgetragenen Pasten nachgelassen hat, so daß nun die Pflanze wie nach Behandlung mit niederen Dosen mit Cambiumbildung reagiert.

Tryptophan als Vorstufe der IES wirkt auf *Beta vulgaris*-Keimlinge in genau derselben Weise wie diese auf die Cambiumtätigkeit. Es unterscheidet sich lediglich durch eine etwas schwächere Wirksamkeit gleich hoher Dosen von der IES. Der Grund für diese Tatsache ist in der Anwesenheit eines Hemmstoffes zu suchen, der die enzymatische Umwandlung von Tryptophan in IES hemmt (Henderson u. Bonner 1952), so daß nur ein Teil des zugeführten Tryptophans tatsächlich aktiv werden kann. Im anatomischen Bild von *Beta vulgaris*-Keimlingen nach Behandlung mit IES bzw. Tryptophan sind keine Unterschiede festzustellen. Wenn Kraus (1940) bei seinen Versuchen an *Phaseolus* ein unterschiedliches Bild der Tryptophantumoren und der Heteroauxintumoren fand und deshalb die Annahme einer enzymatischen Umwandlung des Tryptophans in IES ablehnt, so ist dieser Schluß, wie auch Thimann (1948) hervorhebt, keinesfalls zwingend, da ja Kraus lediglich mit einer einzigen Konzentration gearbeitet hat, und die Wirkung des Wuchsstoffes ja wesentlich von seiner Konzentration abhängt.

Die 2,4-D zeigt schon bei der Anwendung sehr geringer Mengen eine besonders hohe Wirksamkeit (Struckmeyer 1951). Ihre Wirkung bezüglich der Anregung der Cambiumtätigkeit und der Bildung von Wurzelanlagen bei *Beta vulgaris* ist etwa 100mal so groß wie die des Heteroauxins. Wiederum erfolgt die Bildung von Wurzelanlagen erst bei hohen Dosen, die auf die Cambiumtätigkeit bereits hemmend wirken.

Auch der Hemmstoff *Cumarin* vermag die Cambiumtätigkeit anzuregen. Er unterscheidet sich aber in seiner Wirkung deutlich von den bisher besprochenen Wuchsstoffen IES, IB, Tryptophan und 2,4-D. Einmal wirkt die optimale Cumarindosis schwächer als die optimale Heteroauxindosis auf die Teilungstätigkeit des Cambiums; weiter ist die Gefäßbildung in den aufeinanderfolgenden Cambiumringen von *Beta*-Rüben auffallend spärlich; schließlich hemmen hohe Dosen zwar die Cambiumbildung, können aber keine Wurzelbildung auslösen. Da Moewus (1949) feststellte, daß durch gleichzeitige Gaben von Cumarin und von Heteroauxin in unteroptimalen Dosen die Heteroauxinwirkung auf das Sproßwachstum herabgesetzt wird, wurde dieser Versuch auch an *Helianthus* durchgeführt, um die Wirkung auf die Cambiumtätigkeit zu

untersuchen. Es konnte aber weder eine Förderung noch eine Hemmung der Heteroauxinwirkung auf diese festgestellt werden. Von den obigen Wuchsstoffen unterschied sich Cumarin schließlich noch dadurch, daß ein Längenwachstum von *Helianthus*- und *Beta vulgaris*-Keimlingen nach Cumarinbehandlung im Gegensatz zu allen anderen verwendeten Wirkstoffen nicht zu beobachten war.

Eine Behandlung mit *Ascorbinsäure* führte bei *Beta vulgaris* zu verstärkter Cambiumtätigkeit und gesteigertem Dickenwachstum. Besonders starkes Längenwachstum, wie es bei den zum Vergleich mit Ascorbinsäure behandelten *Helianthus*-Keimlingen beobachtet wurde, konnte bei *Beta vulgaris* nicht festgestellt werden.

Der *natürliche Wuchsstoff* der *Oenotheren*-Pollen ruft ebenfalls die Bildung mehrerer Cambiumringe hervor. Dabei ist die Wirkung jungen Pollens der *Oenothera longiflora* größer als die von Pollen aus Knospen, die dicht vor dem Aufblühen stehen. Das steht in Übereinstimmung mit den Befunden WEINLANDs (1940), nach denen der Wuchsstoff für das Streckungswachstum der Hypanthien überwiegend aus den Antheren stammt. Es genügen der Pollen und die Antheren dreier Knospen der *Oenothera longiflora*, um gegenüber den Kontrollpflanzen eine deutlich sichtbare Förderung der Cambiumtätigkeit hervorzurufen.

Ein *jahreszeitlicher Rhythmus* der Cambiumtätigkeit mit dem Maximum im Sommer und dem Minimum im Winter, der bereits von KÜNNING (1949) an *Helianthus* und *Phaseolus* beobachtet wurde, konnte auch an *Beta vulgaris* nachgewiesen werden.

Wenn wir nun abschließend die Brauchbarkeit von *Beta vulgaris* als Testobjekt für die Untersuchungen über den Einfluß von Wirkstoffen auf die Cambiumtätigkeit beurteilen wollen, so haben die einzelnen Versuchsserien gezeigt, daß außer wenigen, gleich zu besprechenden Einschränkungen *Beta vulgaris* auf Grund der regelmäßigen zeitlichen Aufeinanderfolge räumlich klar getrennter Cambiumringe für eine objektive Beurteilung der Cambiumtätigkeit geeignet ist. Da (aus morphologischen Gründen) die Schnittfläche jedoch unmittelbar über den Kotyledonen liegt und diese als einzige Assimilationsorgane nicht entfernt werden können, ist aber bei allen Versuchen mit einer, wenn auch geringen, von den Kotyledonen abgegebenen Wuchsstoffmenge zu rechnen. Aus diesem Grunde ist auch bei den Kontrollpflanzen stets eine geringe Cambiumtätigkeit zu beobachten. Zur Prüfung sehr niedriger Wuchsstoffdosen ist *Beta vulgaris* also nicht geeignet.

Eine weitere Einschränkung, auf die früher ebenfalls bereits hingewiesen wurde, besteht darin, daß sich die Versuche nicht über zu lange Zeit erstrecken dürfen, um einen möglichen Einfluß von Nekrohormonen auszuschließen, der durch das fortgesetzte Entfernen der nachwachsenden Seitensprosse entstehen kann. Eine längere Ausdehnung der Ver-

suche ist wegen der schnellen Reaktion der Testpflanzen daher im allgemeinen nicht förderlich.

Zu dem allgemeinen Problem der Anregung der Cambiumtätigkeit während des normalen Wachstums haben die vorliegenden Untersuchungen erneut gezeigt, daß es eine ganze Reihe von Wirkstoffen gibt, die die Teilungstätigkeit des Cambiums anregen können und die auch in der unverletzten Pflanze vorkommen können. Man muß dabei jedoch eine Anregung der Cambiumtätigkeit und die nachfolgende Differenzierung der Produkte des Cambiums unterscheiden. Auch bei intensiver, den normalen Verhältnissen entsprechender Cambiumtätigkeit war bei Behandlung mit allen verwendeten Wuchsstoffen die nachfolgende Differenzierung gehemmt, was auf das Vorhandensein spezifischer, noch nicht erfaßter Stoffe, die der Pflanze nach dem Abtrennen der Vegetationsspitze nicht mehr zur Verfügung zu stehen scheinen, schließen läßt.

Eine Spezifität der einzelnen Wuchsstoffe, die alle in einer geeigneten Konzentration die Cambiumtätigkeit anregen können, ergab sich dann aus einer Einwirkung hoher Dosen. Zunächst ergab sich allgemein, daß für *Beta vulgaris* gegenüber den Ergebnissen an *Coleus* die Anlegung von Seitenwurzeln nicht die Folge einer intensiven Cambiumtätigkeit sein kann. Sie erfolgte nämlich erst dann, wenn die angewendete Wuchsstoffkonzentration so groß war, daß dadurch die Cambiumtätigkeit bereits vollkommen gehemmt wurde. Doch verhalten sich in dieser Hinsicht nicht alle Wirkstoffe gleich. Wurzelbildung durch hohe Konzentration konnte nur erzielt werden durch IES, IB und 2,4-D. Bei Cumarinbehandlung dagegen war auch bei hohen Gaben, die die Cambiumtätigkeit bereits stark hemmten, keine Wurzelbildung zu beobachten. Wenn bei Ascorbinsäure, Tryptophan und Pollenwuchsstoff keine Wurzelbildung beobachtet werden konnte, lag das wohl daran, daß die verwendeten Dosen nicht hoch genug waren.

2. Teil.

Der Einfluß von Röntgen- und Elektronenstrahlen auf die Cambiumtätigkeit von *Beta vulgaris*.

Außer durch Wuchsstoff ist das Längenwachstum pflanzlicher Organe auch durch Bestrahlung mit Röntgen- und Elektronenstrahlen beeinflußbar. Grundsätzlich gleichartig in ihrer Wirkung, zeigen beide Strahlenarten aber nach den Untersuchungen von Clark u. Quastler (1945), Böhner (1949) und Schubert und Mitarbeiter (1949) an Bohnen, Erbsenkeimlingen, Gerstenkeimlingen und Gerstenwurzeln einen deutlichen Unterschied in quantitativer Hinsicht. Zur Auslösung einer gleichen Reaktion mußten die Elektronenstrahlen in einer merklich höheren Dosis angewandt werden als die Röntgenstrahlen. Das Dosis-

verhältnis war bei den erwähnten Versuchen unterschiedlich, lag aber immer unter 1.

Neben diesem quantitativen Unterschied zwischen Röntgen- und Elektronenstrahlen scheinen aber auch noch qualitative Unterschiede in ihrer biologischen Wirksamkeit zu bestehen. Nach Untersuchungen von HOFMANN (1950) an Impftumoren tritt nach Bestrahlung mit Elektronenstrahlen eine schnellere Wirkung auf die Tumoren unter besserer Schonung der gesunden Gewebe auf als nach Bestrahlung mit Röntgenstrahlen. Es scheint also eine elektive Wirkung der Elektronenstrahlen auf das sich teilende Gewebe zu bestehen, während ruhende Gewebe weniger durch sie geschädigt werden. Diese Beobachtungen legten den Gedanken nahe, auch junge *Beta vulgaris*-Keimlinge mit beiden Strahlenarten zu bestrahlen. Würde nämlich bei ihnen durch Röntgenstrahlen das teilungsfähige Cambium und das ruhende Parenchymgewebe in gleicher Weise von der Strahlenwirkung betroffen, dann müßte sowohl die Tätigkeit des gerade aktiven Cambiums gehemmt werden als auch die Neubildung eines weiteren Cambiumringes aus dem ruhenden Parenchym unterbunden sein. Bei Elektronenstrahlen andererseits besteht die Möglichkeit, daß zwar die Teilungstätigkeit des bereits vorhandenen Cambiums gestört wird, daß aber das Parenchym nach Bestrahlung noch imstande ist, einen neuen Cambiumring zu bilden.

Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, daß 18—20 Tage alte Keimpflanzen von *Beta vulgaris* nach Erscheinen der ersten Folgeblätter zunächst mit verschieden hohen Dosen von schnellen Elektronen- und Röntgenstrahlen bestrahlt wurden. Die Bestrahlung wurde dabei so durchgeführt, daß nur die obere Hälfte des Hypokotyls und die Kotyledonen im Strahlungsbereich lagen, die Wurzeln also nicht von den Strahlen getroffen wurden. Bei den Elektronenstrahlen mußte darauf geachtet werden, daß alle Pflanzen innerhalb des Strahlenkegels zu liegen kamen, da seine Ausdehnung ziemlich eng ist und ein rascher Dosisabfall von der Mitte zum Rand erfolgt.

Für die Röntgenbestrahlung wurde der Tiefentherapie-Apparat „Stabilivolt" der Siemens-Reiniger AG., Erlangen, mit Douglas-Röhre, deren Eigenfilterung 1,8 mm Äquivalent beträgt, verwendet. Die Gesamtfilterung belief sich auf 3 mm Al. Die Halbwertsschicht der Strahlung betrug bei einer Betriebsspannung von 165—200 kV und einer Stromstärke von 18 bzw. 20 mA 0,5 mm Cu. Bestrahlt wurde mit einer Dosisleistung von 535—700 r je Minute; der Focusabstand betrug 21,5 cm. Die Dosis wurde bei den Strahlungen mit dem Siemens-Universaldosimeter unter Benutzung der Fingerhutkammer gemessen. Während der Bestrahlung wurde die Dosis auf dem Intervallbereich laufend mitgemessen und gleichzeitig die Dosisleistung kontrolliert.

Zunächst wurde nur eine Versuchsreihe mit Röntgenstrahlen allein durchgeführt. Es wurden jeweils 7 Pflanzen mit Dosen von 500 r, 1000 r, 2000 r, 4000 r und 6000 r bestrahlt. Dosen unter 500 r wurden fort-

gelassen, da bei dem bisher in der Therapie gebräuchlichen Spannungsbereich zwischen 10 und 200 kV kein Unterschied bezüglich der Wirkung harter und weicher Strahlung im biologischen Gewebe gefunden werden konnte (HOFMANN 1950).

Als Folge von Röntgenbestrahlung kommen bei höheren Pflanzen oft Wachstumshemmungen durch Auxinzerstörung zustande. Auch eine Auxininaktivierung ist durch Röntgenstrahlen in vitro möglich (BÜNNING 1948). Um dadurch mögliche Fehlschlüsse zu vermeiden, wurden 3 Tage nach der Bestrahlung die Pflanzen unmittelbar oberhalb der Kotyledonen dekapitiert und mit Wuchsstoffpaste (0,5 mg IES je Pflanze) versehen, um den durch die Bestrahlung möglicherweise hervorgerufenen Verlust an Wuchsstoff zu ergänzen. Die Dekapitation wurde erst 2—3 Tage nach der Bestrahlung vorgenommen, da die Pflanzen durch das zweimalige Umpflanzen zum Zwecke der Bestrahlung schlaff geworden waren und sich erst erholen sollten. Zur Kontrolle wurden 7 unbestrahlte Pflanzen mit Wasserpaste (WP) behandelt.

Die erste Versuchsreihe wurde am 17. 9. 52 bestrahlt und der Versuch am 11. 10. beendet. Die Ergebnisse der mit WP behandelten Pflanzen glichen denen der im ersten Teil der Arbeit beschriebenen Kontrollen (s. Abb. 2). Im primären Cambiumring hatten sich die Cambiumzellen geteilt; auch hatten sich einige Gefäße gebildet.

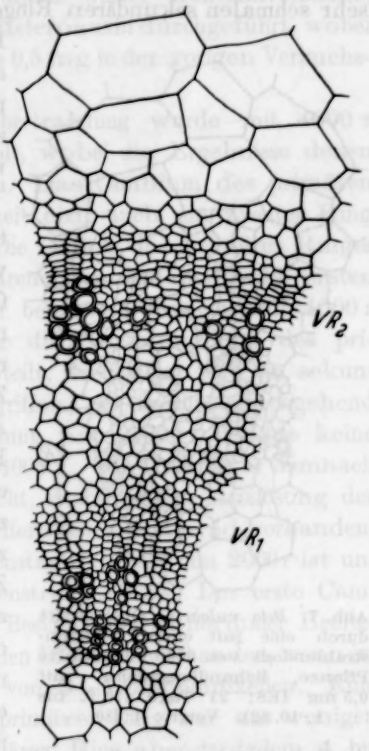


Abb. 6. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit 0,5 mg IES behandelte unbestrahlte Kontrollpflanze, Behandlungsdauer: 21 Tage (20. 9. bis 10. 10. 52). Vergr. 1:133.

Bei den mit Heteroauxin behandelten unbestrahlten Kontrollpflanzen entwickelte sich der primäre Cambiumring normal. Der sekundäre Ring war stets geschlossen und durchschnittlich 9—12 Cambiumzellreihen breit. Eine große Anzahl von Gefäßen hatte sich in beiden Ringen ausdifferenziert (Abb. 6).

Pflanzen, die mit einer Röntgenstrahlendosis von 500 r bestrahlt waren, zeigten kaum einen Unterschied zu den mit Heteroauxin versehenen Kontrollpflanzen.

Nach einer Bestrahlung mit 1000 r war der primäre Verdickungsring zwar noch normal entwickelt, der sekundäre war jedoch nur bei wenigen Pflanzen zu sehen und enthielt nur in einem Falle Gefäße. 1000 r führten also zu einer Verlangsamung der Teilungstätigkeit des Cambiums.

Bei einer Dosis von 2000 r entwickelte sich der primäre Cambiumring der Keimpflanzen ebenfalls meist noch normal, aber die Anlage eines sehr schmalen sekundären Ringes war nur bei einer Pflanze vorhanden. Bei drei weiteren Pflanzen entstanden aber an Stelle des sekundären Cambiumringes außerhalb des primären Ringes einzelne Gefäße, die von Parenchymzellen umgeben waren.

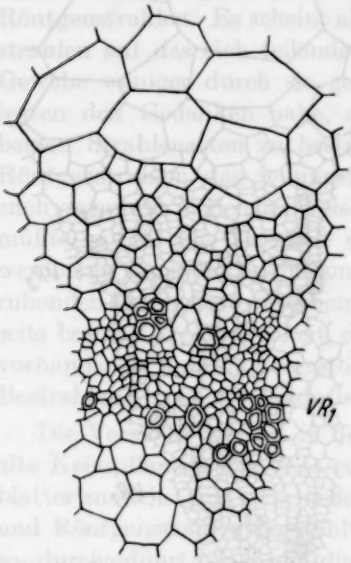


Abb. 7. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit einer Röntgenstrahlendosis von 6000 r bestrahlte Pflanze, Behandlungsdauer mit 0,5 mg IES: 21 Tage (20. 9. bis 1. 10. 52). Vergr.: 1:180.

Ganz eingestellt wurde die Cambiumtätigkeit bei einer Röntgenstrahlendosis von 4000 r. Es teilten sich weder die Cambiumzellen des primären Ringes, noch wurde ein sekundärer Cambiumring angelegt. Durch Ausdehnung der Zellen war jedoch äußerlich eine geringe Anschwellung der Pflanzen zu bemerken. Bei 4 Pflanzen entstanden auch hier einige englumige Gefäße an Stelle des zweiten Verdickungsringes. Zwei Pflanzen davon zeigten außerdem vereinzelt Zellteilungen am äußeren Rande der an den primären Gefäßteil anschließenden kleinzelligen Parenchymzellen. Genau so wirkten 6000 r (Abb. 7). Wenige englumige Gefäße im Parenchym waren nur in 2 Fällen zu sehen.

Da eine deutliche Wirkung der Röntgenstrahlen erst bei einer Dosis von 2000 r zu bemerken war, wurden bei der nächsten Versuchsreihe die niedrigeren Dosen weggelassen. Am 7. 10. 52 wurden je 7—14 Pflanzen bestrahlt, und zwar mit Röntgenstrahlen in Dosen von 4000 r, 6000 r und 10000 r und mit Elektronenstrahlen in Dosen von 2000 r, 4000 r, 6000 r und 10000 r.

Eine Elektronenschleuder 6 MeV der Siemens-Reiniger AG., Erlangen, stand, ebenso wie der Röntgenapparat, an der physikalischen Abteilung der medizinischen Klinik Erlangen zur Verfügung. Bestrahlt wurden die Pflanzen mit schnellen Elektronen bei einer elektrischen Energie von 5 MeV. Die Dosisleistung an der Elektronenschleuder wurde nach Möglichkeit der bei der Röntgenbestrahlung verwendeten

angeglichen. Der Focusabstand betrug dabei 10—18 cm. Bestrahlt wurde mit einer Dosisleistung von 700—1100 r je Minute.

3 Tage nach der Bestrahlung wurden alle Pflanzen dekapitiert und mit Wuchsstoffpaste versehen. Es erfolgte hier eine Heraufsetzung der Einzelgaben auf 1 mg je Pflanze, da um diese Jahreszeit die Wirkung der IES geringer ist. Die Paste wurde 3mal erneuert und der Versuch am 5. 11. beendet. Zum Vergleich wurden wieder Kontrollversuche, wie oben beschrieben, mit Wollfett und Heteroauxin durchgeführt, wobei 1 mg IES die gleiche Wirkung hatte wie 0,5 mg in der vorigen Versuchsreihe (s. Abb. 6).

Röntgenbestrahlung. Die Röntgenbestrahlung wurde mit 4000 r und 6000 r an je 7 Pflanzen wiederholt, wobei die Ergebnisse denen der vorigen Versuchsreihe entsprachen. Das Cambium des primären Verdickungsringes stellte seine Tätigkeit ein; auch ein zweiter Ring war im allgemeinen nicht zu sehen. Die Gefäße des primären Ringes blieben englumig; neue Gefäße im Parenchym außerhalb des ersten Ringes waren selten vorhanden. Nur bei einer einzigen mit 4000 r bestrahlten Pflanze hatten sich zwar die Cambiumzellen des primären Cambiumringes nicht weiter geteilt, wohl aber war ein sekundärer Cambiumring im Entstehen begriffen, der bereits durchgehend 2—4 Zellen breit war. Eine Bestrahlung mit 10000 r brachte keine Steigerung in der Wirkung gegenüber 4000 r. Bei 4000 r war demnach bereits der Konzentrationseffekt erreicht, d. h. die zur Auslösung der Reaktion erforderliche Anzahl von Treffern war annähernd vorhanden.

Elektronenstrahlen. Eine Elektronenstrahlendosis von 2000 r ist unwirksamer als eine gleich hohe Röntgenstrahlendosis. Der erste Cambiumring entwickelte sich nach dieser Bestrahlung in normaler Breite. Der sekundäre Ring war ebenfalls bei allen Pflanzen vorhanden, wenn im allgemeinen auch nur in einer Breite von 3—6 Cambiumzellen. Eine Ausnahme bildete eine Rübe, deren primärer Ring nur aus wenigen Cambiumzellen bestand, deren sekundärer Ring aber trotzdem 4 bis 6 Cambiumzellen umfaßte und eine Anzahl von Gefäßen aufwies.

Mit 4000 r bestrahlte Pflanzen reagierten unterschiedlich. Im allgemeinen unterschieden sie sich nur durch eine geringere Teilungstätigkeit des primären Cambiumringes von den mit 2000 r bestrahlten. Bei 3 Rüben jedoch war nach Bestrahlung die Cambiumtätigkeit des primären Ringes nur schwach; trotzdem entwickelte sich ein zweiter, mehrere Zellreihen umfassender Verdickungsring.

Bei Elektronenbestrahlung mit einer Dosis von 6000 r wurde die Tätigkeit des ersten Cambiumringes im allgemeinen gehemmt, so daß der erste Ring nicht geschlossen war. Die Anlage des zweiten Cambiumringes war aber bei allen Pflanzen vorhanden und bestand meist aus mehreren Reihen von Zellen (Abb. 8) oder aber bei einigen Keimlingen

nur aus verhältnismäßig weitlumigen Gefäßen (Abb. 9), über denen mitunter einige Cambiumzellen zu sehen waren.

10000 r unterdrückten die Cambiumtätigkeit nahezu vollkommen (Abb. 10). Nur bei 2 Pflanzen waren außerhalb des kaum Cambiumzellen enthaltenden ersten Ringes einzelne englumige Gefäße entstanden, jedoch kein Cambium. Bezüglich der Elektivität der Elektronenstrahlen schien die optimale Dosis, bei der also die Tätigkeit des ersten Cambiumringes gehemmt wurde, ohne daß das Parenchym eine Schädigung erfuhr, zwischen 4000 r und 6000 r zu liegen.

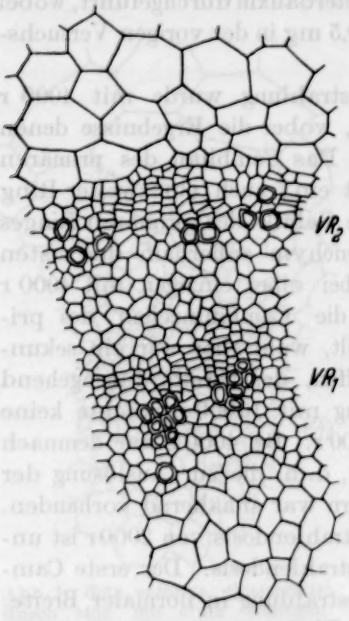


Abb. 8. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit einer Elektronenstrahlendosis von 6000 r bestrahlte Pflanze. Behandlung mit 1 mg IES: 25 Tage (10. 10. bis 5. 11. 52). Vergr. 1:180.

Es wurden daher am 12. 11. 52 je 10 Pflanzen mit Röntgenstrahlen und Elektronenstrahlen in Dosen von 4000 r und weitere 10 Pflanzen mit einer Röntgenstrahlendosis von 5000 r bestrahlt. Die geplante Bestrahlung mit schnellen Elektronen in einer Dosis von 5000 r mußte infolge eines Defektes der Elektronenschleuder bei einer Dosis von 1500 r abgebrochen werden. Sie konnte am 22. 11. 52 an 20 Keimlingen wiederholt werden.

Die Dekapitation der am 12. 11. bestrahlten Pflanzen erfolgte am 16. 11. Jede Pflanze wurde mit 1,0 mg IES versehen. Die Pastenerneuerung wurde 3mal vorgenommen. Die mit 5000 r schneller Elektronen bestrahlten Pflanzen wurden am 26. 11. dekapitiert und ebenfalls mit 1,0 mg IES versehen. Die Pastenerneuerung erfolgte einmal.

Die bereits überschrittene Vegetationsperiode sowie der besonders frühe Einbruch des Winters verlangsamten das Wachstum erheblich und führten zum Ausfall mehrerer Pflanzen jeder Versuchsserie. Ab 10. 12. 52 wurden daher die Pflanzen mit einer Mischlichtlampe 1000 HKV der Firma Siemens-Schuckert AG., Erlangen, täglich 3 Std lang mit 2000 Lux zusätzlich beleuchtet, so daß sich trotz schlechter Wachstumsbedingungen die Pflanzen noch so erholten, daß die Versuche ausgewertet werden konnten. Folgende Ergebnisse wurden erzielt: die mit Heteroauxin behandelten unbestrahlten Kontrollpflanzen waren in ihrer Cambiumtätigkeit nur wenig gefördert worden, d. h. der

sekundäre Cambiumring war nur wenige Zellreihen breit und enthielt kaum Gefäße.

Röntgenstrahlen. Die Ergebnisse der mit 4000 r bestrahlten Keimlinge entsprachen durchaus denen der mit gleicher Dosis bereits früher durchgeführten Versuche. Der primäre Cambiumring wies auch am Ende der Versuchsperiode, genau so wie unmittelbar vor der Bestrahlung,

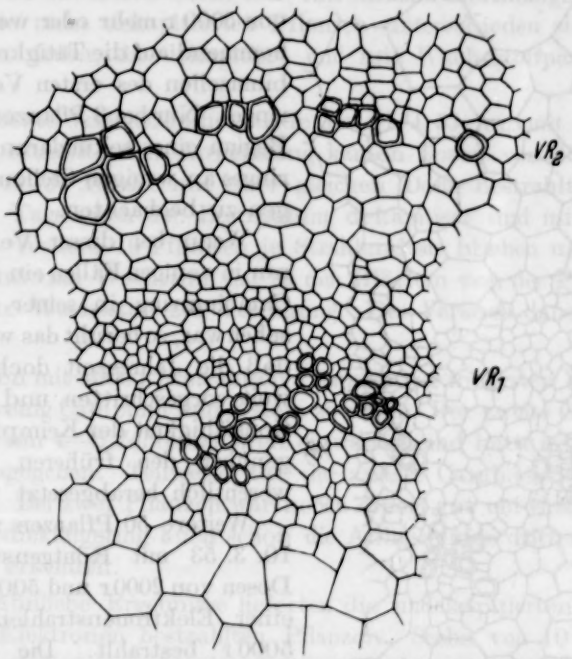


Abb. 9. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit einer Elektronenstrahlendosis von 6000 r bestrahlte Pflanze. Behandlung mit 1 mg IES: 25 Tage (10. 10. bis 5. 11. 52). Vergr. 1:180.

nur wenige oder gelegentlich überhaupt keine Cambiumzellen auf. Als Folge der Bestrahlung muß daher die gesamte Cambiumtätigkeit eingestellt worden sein. Gleiche Ergebnisse hatte die Bestrahlung mit 5000 r.

Elektronenstrahlen. 1500 r hemmten das Wachstum der Pflanzen im Vergleich zu den Kontrollversuchen nicht sichtbar.

Von der mit 4000 r bestrahlten Serie gingen 5 Keimlinge ein. Zwei Pflanzen zeigten eine normale Tätigkeit des primären Cambiumringes; ein zweiter Cambiumring war bei diesen jedoch noch nicht angelegt. Bei den drei restlichen Pflanzen war die Cambiumtätigkeit des primären Ringes nur sehr schwach, doch war bei ihnen ein sekundärer Cambiumring entstanden.

Die um 10 Tage später angesetzte Versuchsreihe war erwartungsgemäß noch schlechter entwickelt. Der zweite Cambiumring der unbestrahlten Kontrollpflanzen war nur wenige Zellen breit und enthielt kaum Gefäße. Von den 20 bestrahlten Pflanzen gingen 8 im Laufe der Pastenbehandlung ein. Bei den restlichen 12 Keimlingen wirkten die schnellen Elektronen in einer Dosis von 5000 r mehr oder weniger stark hemmend auf die Tätigkeit der Cambiumzellen des ersten Verdickungsringes. Nur bei 3 Pflanzen waren als Beginn eines sekundären Cambiumringes an wenigen Stellen Zellteilungen zu beobachten.

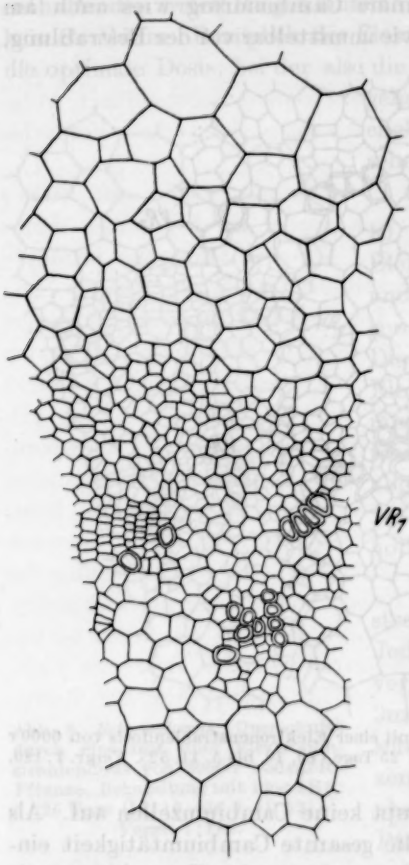


Abb. 10. *Beta vulgaris*, Querschnitt durch eine mit einer Elektronenstrahlendosis von 10000 r bestrahlte Pflanze. Behandlung mit 1 mg dIES: 25 Tage (10. 10. bis 5. 11. 52). Vergr. 1:180.

Wenn bei dieser Versuchsreihe nur in wenigen Fällen ein sekundärer Cambiumring in seiner Anlage zu sehen war, so beruht das wohl darauf, daß die Jahreszeit doch schon zu weit vorgeschritten und die Reaktionsfähigkeit der Keimpflanzen gegenüber den früheren Versuchen wesentlich herabgesetzt war.

Weitere 50 Pflanzen wurden am 10. 3. 53 mit Röntgenstrahlen in Dosen von 2000 r und 5000 r und mit einer Elektronenstrahlendosis von 5000 r bestrahlt. Die Keimlinge wurden nach der Dekapitation mit einer 0,5 mg IB je Pflanze enthaltenden Wuchsstoffpaste versehen. Bei 7 der mit 5000 r schneller Elektronen bestrahlten Pflanzen unterblieb die Dekapitation und Behandlung mit Heteroauxin. Nach Beendigung des Versuches am 2. 4. 53 ergaben sich folgende Befunde:

Die mit Heteroauxin behandelten unbestrahlten Kontrollpflanzen zeigten im Querschnitt zwei in normaler Breite entwickelte Cambiumringe. Bei einigen Pflanzen war bereits ein dritter Ring angelegt.

Nach einer Röntgenbestrahlung mit einer Dosis von 2000 r wurde die Tätigkeit des ersten Cambiumringes gehemmt und ein zweiter Ring nicht angelegt. Gefäße waren zahlreich vorhanden.

Eine Röntgenstrahlendosis von 5000 r bewirkte die völlig Einstellung der Cambiumtätigkeit und die Ausdifferenzierung zu Xylem und Phloem.

Demgegenüber wurde nach einer Bestrahlung mit schnellen Elektronen in einer Dosis von 5000 r trotz vorzeitiger Einstellung der Cambiumtätigkeit und Ausdifferenzierung zu Xylem und Phloem im primären Verdickungsring ein sekundärer Cambiumring angelegt. Zum Teil allerdings waren an dessen Stelle nur eine Anzahl weitlumiger Gefäße zu sehen. Die nicht dekapitierten Pflanzen unterschieden sich in keiner Weise von denen, die dekapitiert und mit Wuchsstoffpaste versehen wurden.

Eine letzte Versuchsreihe wurde am 27. 4. 53 nur mit Elektronenstrahlen bestrahlt. Zur Anwendung kamen Dosen von 4000 r, 5000 r und 6000 r. Je 10 der mit einer gleichen Dosis bestrahlten Pflanzen wurden 3 Tage nach der Bestrahlung dekapitiert und mit 0,5 mg IB versehen. Weitere 10 Pflanzen je Strahlendosis blieben undekapitiert. Ihnen stand zum Wachstum der in den Blättern von der Pflanze selbst produzierte Wuchsstoff zur Verfügung. Der Versuch dauerte bis zum 21. 5. 53.

Bei allen mit 4000 r bestrahlten Pflanzen war im ersten Verdickungsring nur wenig Cambium und Xylem zu sehen. Der zweite Cambiumring war meist nur 4—5 Zellreihen breit entwickelt und hatte mitunter etwas Xylem abgegeben. Teilweise war der zweite Cambiumring nicht geschlossen. Bei zwei Pflanzen war neben einem gut entwickelten sekundären Verdickungsring auch schon die Anlage eines dritten Cambiumringes zu erkennen.

Ganz ähnliche Ergebnisse lieferten die undekapitierten, mit 4000 r schneller Elektronen bestrahlten Pflanzen. Sechs von 10 Keimlingen hatten hierbei einen schmalen dritten Cambiumring angelegt.

Die Bestrahlung mit 5000 r hatte die gleiche Wirkung wie 4000 r. Auch hier wurde sowohl bei den dekapitierten, mit Heteroauxin behandelten, sowie bei den undekapitierten Pflanzen die Cambiumtätigkeit im primären Verdickungsring vorzeitig eingestellt, während ein zweiter und in einigen Fällen auch ein dritter Ring sich entwickelte.

6000 r schädigten ebenfalls in den meisten Fällen die Cambiumzellen des ersten Verdickungsringes stärker als die Parenchymzellen, so daß auch hier die Cambiumtätigkeit des primären Verdickungsringes unterblieb, ein schmaler sekundärer Cambiumring aber in mehreren Fällen entstand. Teilweise waren jedoch statt eines zweiten Cambiumringes nur einige weitlumige Gefäße zu sehen. In wenigen Pflanzen wurde eine weitere Cambiumbildung vollständig unterdrückt.

Wenn wir die abweichenden Ergebnisse jeder Versuchsreihe unberücksichtigt lassen, die sowohl durch eine verschieden starke Reaktions-

Tabelle 1. *Die Wirkung von Röntgen- und Elektronenstrahlen auf die Cambiumtätigkeit von Beta vulgaris.*

Dosis	Röntgenbestrahlung	Elektronenbestrahlung
2000 r. . .	Prim. Cambiumring: normal entwickelt Sek. Cambiumring: nicht angelegt	Prim. Cambiumring: normal entwickelt Sek. Cambiumring: 4—6 Cambiumzellreihen breit, mehrere Gefäße
4000 r. . .	Prim. Cambiumring: Cambiumtätigkeit eingestellt Sek. Cambiumring: nicht angelegt	Prim. Cambiumring: schwach entwickelt Sek. Cambiumring: 3—6 Cambiumzellreihen breit, wenig Gefäße
5000 r. . .	Prim. Cambiumring: Cambiumtätigkeit eingestellt Sek. Cambiumring: nicht angelegt	Prim. Cambiumring: Cambiumtätigkeit eingestellt Sek. Cambiumring: 2—6 Cambiumzellreihen breit, wenige Gefäße
6000 r. . .	Prim. Cambiumring: Cambiumtätigkeit eingestellt Sek. Cambiumring: nicht angelegt	Prim. Cambiumring: Cambiumtätigkeit eingestellt Sek. Cambiumring: Cambiumring nicht geschlossen, 2—6 Cambiumzellreihen breit
10000 r. . .	Prim. Cambiumring: Cambiumtätigkeit eingestellt Sek. Cambiumring: nicht angelegt	Prim. Cambiumring: Cambiumtätigkeit eingestellt Sek. Cambiumring: nicht angelegt.

fähigkeit der Pflanzen, als auch durch kleine Unterschiede in der Bestrahlung, bei Elektronenbestrahlung besonders durch die etwas schwächere Wirkung auf die Randpflanzen, hervorgerufen worden sein können, so lassen sich die Ergebnisse aller Versuche in Tabelle 1 zusammenfassen.

D. Besprechung der Ergebnisse.

Wenngleich das vorliegende Material zu den Versuchen mit Elektronen- und Röntgenstrahlen zahlenmäßig noch nicht allzu umfangreich ist, so zeigen die Ergebnisse doch schon, daß sie mit den bisherigen Befunden anderen Objekten im wesentlichen übereinstimmen. Was zunächst die Wirkung gleicher Dosen von Röntgen- und Elektronenstrahlen anbelangt, so nahmen amerianische Autoren (QUASTLER und Mitarbeiter, 1949) an, daß der Dosisquotient Röntgenstrahlen: Elektronenstrahlen konstant ist, während ein Überblick über die neuesten Untersuchungen besagt, daß er je nach der verwendeten Zell- bzw. Organismenart sehr verschieden ist, aber stets unter 1 liegt.

Aus den oben beschriebenen Ergebnissen der bisherigen eigenen Untersuchungen geht hervor, daß auch in bezug auf die Einstellung der Cambiumtätigkeit bei *Beta vulgaris* die Dosis der Elektronenstrahlen höher sein muß, um den gleichen Effekt zu erzielen als mit einer bestimmten Röntgenstrahlendosis. Um die völlige

Einstellung der Cambiumtätigkeit zu erreichen, ist eineElektronenstrahlendosis von 10000 r erforderlich; die gleiche Wirkung erzielt man mit einer Röntgenstrahlendosis von 4000 r. Der Dosisquotient beträgt also 0,4. Auch bezüglich des Erstarkungswachstums wurde ein Dosisquotient von 0,4 ermittelt. Neben diesem rein quantitativen Unterschied zwischen Röntgen und Elektronenstrahlen zeigten sich aber auch noch spezifische Unterschiede in der Wirkung auf verschiedene Gewebe zwischen den beiden Strahlenarten.

Niedrige Röntgenstrahlendosen führen zu einer Verlangsamung der Teilungstätigkeit des primären Cambiumringes, höhere hemmen sie ganz. Außer den in Teilung befindlichen Cambiumzellen werden durch Röntgenstrahlen offensichtlich im allgemeinen auch die ruhenden Parenchymzellen geschädigt, so daß sie nicht mehr in der Lage sind, wieder meristematisch zu werden und weitere Cambiumringe auszubilden. Elektronenstrahlen verlangsamen in niedrigen Dosen ebenfalls die Cambiumtätigkeit und hemmen sie in hohen. Es wurde jedoch ein Dosisbereich gefunden, in dem die Elektronenstrahlen elektiv fast nur auf das in Teilung befindliche Cambiumgewebe wirken. Die Versuche ergaben nämlich, daß schnelle Elektronen in einer Dosis von 4000—6000 r vorwiegend die teilungsfähigen Cambiumzellen schädigen, dagegen nicht oder nur wenig das ruhende Parenchymgewebe, so daß bei den so bestrahlten Pflanzen zwar die Teilungstätigkeit des primären Cambiumringes stark gehemmt oder ganz eingestellt wird, trotzdem aber ein sekundärer Cambiumring aus den gesunden Parenchymzellen entstehen kann. Dieses Ergebnis entspricht völlig der Feststellung Hofmanns bezüglich einer größeren Tumorelektivität der Elektronenstrahlen im tierischen Gewebe. Wenn mitunter bei Röntgenbestrahlung (2000 r und 4000 r), öfter aber noch bei Elektronenbestrahlung in höheren Dosen (6000 r und 10000 r) einzelne, von Parenchymzellen umgebene Gefäße entstehen, so kann man als Erklärung hierfür annehmen, daß in einigen der Parenchymzellen, die normalerweise, d. h. ohne Bestrahlung, wieder meristematisch werden und den sekundären Cambiumring bilden würden, die zur vollständigen Schädigung erforderliche Trefferzahl nicht ganz erreicht ist. Diese Zellen sind daher zwar nicht mehr fähig sich zu teilen, können sich aber wohl noch zu normalen Gefäßen ausdifferenzieren.

Eine Störung der Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge innerhalb der mit Röntgenstrahlen behandelten Pflanzen ist schon oft beobachtet worden und wird vielfach auf Auxinzerstörung bzw. -inaktivierung durch die Röntgenstrahlen zurückgeführt (Bünning 1949). Ob auch die Verlangsamung der Teilungstätigkeit der Cambiumzellen von *Beta vulgaris* nach Behandlung mit niedrigen Röntgenstrahlen- und Elektronenstrahlendosen teilweise auf einer Zerstörung des pflanzeneigenen Wuchsstoffes beruht, scheint immerhin fraglich, da ja bei fast allen Versuchen

den bestrahlten dekapitierten Keimlingen eine an unbestrahlten Kontrollpflanzen stark wirkende Heteroauxinmenge zugeführt wurde. Auch diejenigen Pflanzen, denen die Blätter belassen wurden, zeigten nach Elektronenbestrahlung Dickenwachstum und Cambiumbildung, die in einer Versuchsreihe stärker waren als bei den dekapitierten und mit Wuchsstoffpaste versehenen Pflanzen. Keinesfalls kann also die Auxinzerstörung allein für die Einstellung der Cambiumtätigkeit von *Beta vulgaris* verantwortlich sein.

Röntgen- bzw. Elektronenstrahlen können auch noch andere Erscheinungen an lebenden Zellen hervorrufen. So führen nach Angaben von BÜNNING hohe Röntgenstrahlendosen zu Vacuolenbildung, Zusammenballung des Zellinhaltes, zum Zerfall des Plasmas in Schollen und zur Körnchenbildung im Plasma; außerdem wurden Viscositätsveränderungen, Semipermeabilitätsverlust und Hemmung der Plasmaströmung festgestellt. Man könnte daher vielleicht vermuten, daß dadurch die Leitfähigkeit für den Wuchsstoff vermindert oder ganz aufgehoben wird, so daß auch das aufgetragene Heteroauxin nicht mehr wandern und wirksam sein kann. Damit ließe sich zwar die völlige Einstellung der Teilungstätigkeit nach Anwendung hoher Röntgen- und Elektronenstrahlendosen erklären, nicht jedoch die Tatsache, daß bei Verwendung von Elektronenstrahlen in Dosen von 4000—6000 r die Cambiumtätigkeit des primären Verdickungsringes nur schwach ist oder ganz aufhört, trotzdem aber ein sekundärer Cambiumring angelegt wird. Die Leitfähigkeit für den Wuchsstoff kann also nicht aufgehoben sein, so daß auch das in ausreichender Menge aufgetragene Heteroauxin immer wirksam werden kann. Wir können daraus wohl auf eine verschieden starke Schädigung ruhender und sich teilender Zellen durch die Elektronenstrahlen schließen. Worauf diese verschieden starke Schädigung beruht, ist allerdings noch unklar. Eine gleichzeitige teilweise Wuchsstoffzerstörung durch die Bestrahlung ist damit natürlich nicht ausgeschlossen.

Oft, besonders bei Elektronenbestrahlung, war die Reaktion der Rübenkeimlinge einer Bestrahlungsserie ungleichmäßig. Diese unterschiedliche Wirkung gleich hoher Elektronenstrahlendosen ist aber wohl mit großer Wahrscheinlichkeit auf den Dosisabfall, d. h. auf die etwas schwächere Bestrahlung der am Rande stehenden Pflanzen zurückzuführen. Besonders groß war dieser Unterschied bei 4000 r und 5000 r, bei hohen Dosen dagegen ist die Strahlenwirkung auf die Randpflanzen ebenfalls groß genug, um alle Zellen zu schädigen. Bei niedrigen Dosen verhält es sich natürlich umgekehrt. Um diesen Fehler auszuschalten, wäre es nötig, jede Pflanze einzeln zu bestrahlen. Bei den vorliegenden Versuchen ließ sich das aus technischen Gründen jedoch nicht durchführen.

Insgesamt haben die vergleichenden Untersuchungen mit Röntgen- und Elektronenstrahlen an *Beta vulgaris* die Ergebnisse einer elektiven Wirkung von Elektronenstrahlen auf sich teilende Zellen, die an tierischen Objekten beobachtet wurde, auch für pflanzliche Objekte bestätigt. Eine wesentliche Voraussetzung dafür war allerdings die Möglichkeit, die Einwirkung von Elektronen- bzw. Röntgenstrahlen auch wirklich eindeutig beurteilen zu können. In dieser Hinsicht stellt *Beta vulgaris* ein sehr geeignetes Objekt dar, da bei ihr in gesetzmäßiger Weise bestimmte Parenchymzellen zur Bildung sekundärer Cambiumringe wieder meristematischen Charakter annehmen; das beobachtete Ausmaß der Störung dieser sekundären Cambiumbildung läßt dann direkte Rückschlüsse auf die entstehende Schädigung der zur Cambiumbildung bestimmten ruhenden Parenchymzellen zu.

Zusammenfassung.

1. Teil.

Drei Wochen alte *Beta vulgaris*-Keimlinge wurden oberhalb der Kotyledonen dekapitiert und die Schnittfläche mit Wirkstoffpasten versehen.

Dabei ließ sich eine Förderung der Cambiumtätigkeit durch die Einwirkung von IES, IB, Tryptophan, 2,4-D, Ascorbinsäure und dem Pollenwuchsstoff von *Oenothera longiflora* erkennen.

Die Wirkung teilungsauslösender Substanzen läßt sich bei *Beta vulgaris* an Hand der Anzahl der entstandenen Cambiumringe gut beurteilen.

Es entstanden um so mehr Cambiumringe, je größer die verwendete Wirkstoffmenge war. Bei einer überoptimalen Dosis trat eine Hemmung der Cambiumtätigkeit ein. Hohe Gaben von IES, IB und 2,4-D lösten die Bildung von Wurzelanlagen aus.

Auch der Hemmstoff Cumarin vermochte in geringen Konzentrationen die Teilungstätigkeit des Cambiums anzuregen und löste bei *Beta vulgaris* die Bildung mehrerer Cambiumringe aus, wobei jedoch die optimale Cumarindosis weniger wirksam war als die optimale Heteroauxindosis.

Zur Feststellung der minimalen Dosis, die zur Auslösung der Cambiumtätigkeit erforderlich ist, erwies sich *Beta vulgaris* als Testpflanze allerdings als ungeeignet, da auch bei den Kontrollen, hervorgerufen durch den Wuchsstoffgehalt der Kotyledonen, eine geringe Cambiumtätigkeit stattfindet, die den Vergleich zwischen Versuchs- und Kontrollpflanzen erschwert.

2. Teil.

Drei Wochen alte *Beta vulgaris*-Keimlinge wurden nach Erscheinen der ersten Folgeblätter mit Röntgenstrahlen und schnellen Elektronen in Dosen von 500—10000 r bestrahlt, 2—3 Tage später, nach Erholung der Rüben, oberhalb der Kotyledonen dekapitiert und mit Wuchsstoffpasten versehen.

Dabei wurde festgestellt, daß das Dosisverhältnis Röntgenstrahlen zu Elektronenstrahlen bezogen auf die Einstellung der Cambiumtätigkeit und das Erstarkungswachstum von *Beta vulgaris* 0,4 beträgt.

Niedrige Dosen beider Strahlenarten führen lediglich zu einer Verlangsamung der Cambiumtätigkeit, während durch höhere Dosen (4000 r bei Röntgenstrahlen bzw. 10000 r bei schnellen Elektronen) die Cambiumtätigkeit vollkommen eingestellt wird.

Während Röntgenstrahlen ruhende und in Teilung befindliche Zellen in gleicher Weise schädigen, wirken Elektronenstrahlen in einem bestimmten Intervall oft elektiv, d. h. bei Dosen von 4000 r, 5000 r und 6000 r wird meist das sich teilende Cambiumgewebe stärker geschädigt als das umliegende Parenchymgewebe.

Mit 4000 r, 5000 r und 6000 r schneller Elektronen bestrahlte *Beta vulgaris*-Keimlinge vermögen daher trotz vorzeitiger Einstellung der Teilungstätigkeit der geschädigten Cambiumzellen des primären Verdickungsringes einen sekundären Cambiumring im umliegenden, weniger angegriffenen Parenchymgewebe anzulegen.

Literatur.

BÖHNER, E.: Diss. Erlangen 1949. — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, S. 318. Berlin 1948. — HENDERSON, J. H. M., and J. BONNER: Amer. J. Bot. **7**, 444 (1952). — HOFMANN, D.: Diss. Erlangen 1950. — JOST, L.: Z. Bot. **35**, 114 (1940). — KRAUS, E. J.: Bot. Gaz. **102**, 602 (1940). — KÜNNING, H.: Planta (Berl.) **38**, 36 (1949). — MOEWUS, F.: Planta (Berl.) **37**, 413 (1949). — MOUREAU, J.: J. Bull. Soc. Roy. Sci. Liège **8** (1939). — PODEŠVA, J.: Acta Soc. Sci. natur. Moravic. **12** (1940). — QUASTLER, H. u. Mitarb.: Amer. J. Roentgenol. **54**, 723 (1945); **61** (1949). — SCHUBERT u. Mitarb.: Ärztl. Forsch. **3**, 375 (1949). — SNOW, R.: New Phytologist **34**, 347 (1935). — SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — STRASBURGER, E., u. M. KOERNICKE: Das botanische Praktikum, S. 301. Jena 1923. — STRUCKMEYER, B. E.: In F. SKOOG, Plant growth substances. Univ. Wisc. Press 1951. — THIMANN, K. V.: Hormones (New York) **1**, 5 (1948). — WEINLAND, H.: Z. Bot. **36**, 401 (1940). — WENT, F. A. F. C.: Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Jena 1939.

Dr. HELGA WINTER, Botanisches Institut der Universität Erlangen.

Autorenverzeichnis des 44. Bandes.

Brabec, F., Untersuchungen über die Natur der Winklerschen Burdonen auf Grund neuen experimentellen Materials. S. 562.

Bartels, P., Quantitative mikrospektroskopische Untersuchung der Speicherungs- und Permeabilitätsverhältnisse akridinorangegefärbter Zellen. S. 341.

Bauer, L., Zum extrafaszikulären Wasserweg in der Wurzel. (Erwiderung auf Hülsbruchs Mitteilung.) S. 99.

Bünning, E., und M. Konder, Tageslänge, Blattwachstum und Blütenbildung. S. 9.

Drawert, H., Untersuchungen zur plasmolytischen Bestimmung der Wasserpermeabilität. (Ein Beitrag zum Einfluß der C_H auf die Wasseraufnahme.) S. 1.

Engel, H., und I. Friederichsen, Periodische Guttation bei *Zea mays*. S. 459.

Eschrich, W., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kallose. S. 532.

Fast, G. s. Roth, I. S. 543.

Frank, H., Über den Stickstoffverlust bei alternden Pflanzen. S. 319.

Franke, W., Über die Biosynthese des Vitamins C. I. Mitteilung. Die Beziehungen zwischen Vitamin C und der Atmung. S. 437.

Friederichsen, I. s. Engel, H. S. 459.

Guttenberg, H. v. s. Meinl, G. S. 121.

Haider, K., Zur Morphologie und Physiologie der Sporangien leptosporangiater Farne. S. 370.

Hülsbruch, M., Zum extrafaszikulären Wasserweg in der Wurzel. (Stellungnahme zu vorstehender Erwiderung.) S. 102.

Johann, I. s. Liese, W. S. 269.

Kaja, H., Untersuchungen über die Plastiden in den Epidermiszellen von *Spinacia oleracea* L. S. 503.

Konder, M. s. Bünning, E. S. 9.

Lambertz, P., Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in den Epidermisaußenwänden. S. 147.

Larcher, W., Die Kälteresistenz mediterraner Immergrüner und ihre Beeinflußbarkeit. S. 607.

Libbert, E., Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. I. Mitteilung. S. 286.

Liese, W., und I. Johann, Elektronenmikroskopische Beobachtungen über eine besondere Feinstruktur der verholzten Zellwand bei einigen Coniferen. S. 269.

Linser, H., H. Mayr und F. Maschek, Papierchromatographie von zellstrekkend wirksamen Indolkörpern aus *Brassica*-Arten. S. 103.

Maschek, F. s. Linser, H., und H. Mayr. S. 103.

Mayr, H. s. Linser, H., und F. Maschek. S. 103.

Meinl, G., und H. v. Guttenberg, Über Förderung und Hemmung der Entwicklung von Axillarsprossen durch Wirkstoffe. S. 121.

Ochs, G., Zur Wirkungsweise des Wuchsstoffes auf das Streckenwachstum der Wurzel. S. 412.

Pohl, R., Die Ursache der Aktivitätsunterschiede von Wuchsstoffen im Went- und im Zylindertest. S. 191.

Pohl, R., Zur Frage einer wuchsstoffinduzierten, nichtosmotischen Wasseraufnahme bei der Zellstreckung. S. 136.

Reese, G., Euploidie, Aneuploidie und B-Chromosomen bei *Caltha palustris* L. S. 203.

Resch, A., Beiträge zur Cytologie des Phloems. (Entwicklungsgeschichte der Siebröhrenglieder und Geleitzellen bei *Vicia Faba* L.) S. 75.

Roth, I., und G. Fast, Über die Entstehung dorsaler Blattschläuche bei *Anthurium scherzerianum* Schott. S. 543.

Schwarze, P., Beziehungen zwischen Peroxydasereaktion, Eiweiß-Spiegel und Chlorophyllbildung. S. 491.

Thielke, Ch., Die histologische Struktur des Sproßvegetationskegels einiger Commelinaceen unter Berücksichtigung panaschierter Formen. S. 18.

Tschermak-Woess, E., Über die Phasen der Endomitose, Herkunft und Verhalten der „nuclealen Körper" und Beobachtungen zur karyologischen Anatomie von *Sauromatum guttatum*. S. 509.

Winter, H., Der Einfluß von Wirkstoffen, von Röntgen- und Elektronenstrahlen auf die Cambiumtätigkeit von *Beta vulgaris*. S. 636.

Wulff, H. D., Cytologische Untersuchungen an einer fertilen triploiden Rose. S. 472.